Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität
Freiburg i. Br.

vorgelegt von
Siegfried Fink
aus Marburg/L

1980

Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität
Freiburg i. Br.

vorgelegt von
Siegfried Fink
aus Marburg/L

1980

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Dekan:	Prof.Dr.R.Grammel
Leiter der Arbeit:	Prof.Dr.H.J.Braun
Referent:	Prof.Dr.H.J.Braun
Korreferent:	Prof.Dr.J.P.Vite

Tag der Verkündigung des Prüfungsergebnisses: 21.4.1980

VORWORT

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit entstand im Verlauf anatomischer Untersuchungen an krankhaft veränderten Rindengeweben von Fagus silvatica (Buchenrindennekrose) und Abies alba (epidemische Weißtannenkrankheit, "Tannensterben"). Bei genauen Betrachtungen an gesunden und erkrankten Bäumen wurden, zunächst zufällig, im Rindenbereich meristematische Strukturen gefunden, die sich mit keinen bekannten Bildungen eindeutig vergleichen ließen. Dies gab Anlaß, auch bei anderen Baumarten nach dem Vorkommen ähnlicher Strukturen zu suchen. Dabei konnten verschiedene Formen von Sproß- und Wurzelanlagen gefunden werden, die z.T. noch gar nicht, z.T. nur in ganz anderem Zusammenhang beschrieben wurden. Da mit der Entdeckung dieser Strukturen zumindest teilweise Neuland betreten wurde, soll in der vorliegenden Arbeit zunächst überhaupt einmal auf die Existenz und die grundsätzliche Entwicklung dieser Bildungen hingewiesen werden. In Zusammenschau mit anatomischen Untersuchungen an bereits bekannten, jedoch wenig beachteten Strukturen dieses Themengebietes soll zudem versucht werden, eine erste Systematisierung in diesem Bereich vorzunehmen. Notwendige weitergehende Untersuchungen anatomischer und physiologischer Aspekte, die vorwiegend experimentell begründet sein müssen, bleiben späteren Arbeiten vorbehalten.

Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. H.J. Braun. Die Gespräche und Diskussionen mit ihm haben den Fortgang der Arbeit sehr befruchtet.

Gedankt sei insbesondere auch der Studienstiftung des deutschen Volkes, die durch die Gewährung eines Promotionsstipendiums erst die Möglichkeit zur Durchführung der vorliegenden Arbeit schuf.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543110_0002

I n h a l t

	Seite
1. EINLEITUNG	1
2. MATERIAL UND METHODEN	6
2.1. Material	6
2.2. Probeentnahme	7
2.3. Präparation und Auswertung	7
3. ERGEBNISSE	9
3.1. Proventive Sproßanlagen	9
3.1.1. Quercus robur L. und Q. rubra L.	9
3.1.2. Fagus silvatica L.	15
3.1.3. Taxus baccata L.	18
3.1.4. Fraxinus excelsior L.	20
3.1.5. Salix alba L.	28
3.1.6. Abies alba Mill.	34
3.1.7. Picea abies (L.) Karst.	43
3.1.8. Larix decidua Mill. und L. kaempferi (Lamb.) Carr.	53
3.2. Adventive Sproß- und Wurzelanlagen	64
3.2.1. Tilia platyphyllos Scop.	64
3.2.2. Fraxinus excelsior L.	74
3.2.3. Populus trichocarpa Hook	80
3.2.4. Salix alba L.	83
3.2.5. Ulmus carpinifolia Gled.	87
3.2.6. Fagus silvatica L.	91
3.2.7. Acer pseudoplatanus L.	101
3.2.8. Betula pendula Roth	108
3.2.9. Chamaecyparis lawsoniana (A. Murr.) Parl.	111
3.2.10. Taxus baccata L.	115

Seite

4. DISKUSSION 122
4.1. Anatomische Aspekte 122
4.1.1. Begriffserläuterungen 122
4.1.2. Vergleichende Betrachtung der Ursprungsmöglichkeiten proventiver Sproßanlagen 124
4.1.3. Weiterentwicklung proventiver Sproßanlagen im Verlauf des sekundären Dickenwachstums der Sproßachse 127
4.1.4. Typsierung der Entwicklungsformen proventiver Sproßanlagen 129
4.1.5. Besonderheiten in Form und Entwicklung proventiver Sproßanlagen 135
4.1.6. Ursprung, Entwicklung und Typisierung adventiver Sproßanlagen 141
4.1.7. Ursprung und Entwicklung adventiver Wurzelanlagen 150
4.1.8. Beziehungen zwischen proventiven und adventiven Sproß- und Wurzelanlagen 155

4.2. Physiologische Aspekte 163
4.2.1. Bedeutung hormoneller Einflüsse für die korrelative Hemmung von Sproßanlagen 163
4.2.2. Bedeutung hormoneller Einflüsse für adventive Differenzierungsvorgänge 174

5. ZUSAMMENFASSUNG 182

6. LITERATUR 186

1. EINLEITUNG

Es ist eine häufig zu beobachtende Erscheinung, daß an astfreien Stämmen älterer Bäume unter bestimmten Bedingungen wieder neue Triebe hervorbrechen können. Die Entstehung von Wasserreisern und Klebästen, insbesondere nach plötzlicher Freistellung, führt oft zu erheblichen Qualitätseinbußen bei Werthölzern. Andererseits spielt die Fähigkeit vieler Baumarten, aus den unteren Stammteilen erneut austreiben zu können, als Stockausschlag eine wichtige Rolle für die Regeneration nach Waldverwüstungen. Zudem bildete diese Form einer vegetativen Verjüngung in der Niederwaldwirtschaft lange Zeit die Grundlage eines wichtigen Waldbausystems, das in einigen Bereichen durchaus auch heute noch Bedeutung besitzt (vgl. LUST und MOHAMMADY 1973).

Das Vorkommen dieser Erscheinungen bei Laubbäumen ist allgemein bekannt, doch können sie in ähnlicher Form auch bei Nadelbäumen auftreten. Wasserreiserbildung nach Astung, Insektenfraß oder abiotischen Schädigungen wurde an Arten der Gattungen Abies, Larix, Picea und Pinus beobachtet (LASPEYRES 1898, BÜSGEN und MÜNCH 1927, STONE und STONE 1943b, 1954, COSENS 1952, PHARES und CROSBY 1962, BERRY und INNES 1967, BATZER 1973). Die Eibe zeigt ausgeprägtes Ausschlagsvermögen und über Stockausschlag bei der Lärche berichtete schon LIEBICH (1831).

Es sei in diesem Zusammenhang auch auf das verwandte, allerdings fast nur bei tropischen Baumarten vorkommende, Phänomen der "Kauliflorie", d.h. des Auftretens von Blüten und Früchten direkt am Stamm älterer Bäume, hingewiesen. Hier können zum Teil auch statt der Blüten in gleicher Weise vegetative Triebe gebildet werden, wie umgekehrt z.B. an heimischen Apfelbäumen statt Wasserreiserbildung die Entstehung von Blüten aus den gleichen Anla-

gen im Stammbereich beobachtet werden konnte (ESSER 1887, LAKON 1916, THOMPSON 1944, PUNDIR 1972, 1975).

Bei der Frage nach dem Ursprung solcher sekundärer stammbürtiger Triebe stößt man meist auf die Ansicht, es handele sich um das Austreiben von "schlafenden Knospen" oder "schlafenden Augen". Nun findet man zweifellos an einer Reihe von Baumarten solche deutlich sichtbare schlafende Knospen im Stammbereich (z.B. SMITH 1967). An anderen Arten wiederum kann man diese nicht ohne weiteres entdecken. Dies gab in der botanischen und forstlichen Literatur schon früh Anlaß zu den verschiedenartigsten Vermutungen über die Herkunft von stammbürtigen Trieben aus primär vorhandenen oder sich erst später neu bildenden Sproßanlagen.

Als Erster brachte Theodor HARTIG (1851, 1878) durch eine systematische Darstellung der einzelnen Entstehungsmöglichkeiten Klarheit in diese Diskussion. Er unterschied die bereits am einjährigen Trieb vorhandenen, während der weiteren Entwicklung des Baumes jedoch im Ruhezustand verharrenden, echten "schlafenden Knospen" als "Proventiv-" oder "Präventivknospen" von den sich erst sekundär am älteren Stamm nach Verletzungen aus Wundkallus herausdifferenzierenden "Adventivknospen". Diese beiden Begriffe sind jedoch auch später oft nicht auseinandergehalten worden, was bis heute immer wieder zu Unklarheiten in Bezug auf dieses Thema führte.

Hinsichtlich des Phänomens der Kauliflorie unterschied LENT (1966) entsprechend zwischen axillärer (= proventiver) und adventiver Kauliflorie.
Die Benennung der schlafenden Knospen ist vielfältig. Neben den von Th. HARTIG geprägten Begriff der "Proventiv-" oder "Präventivknospen" stellte R. HARTIG (1878) die Bezeichnung "Kryptoblasten", worin er die dritte Knospenform neben den normalen Langtriebknospen (Makro-

blasten) und den Kurztriebknospen (Brachyblasten) sah. LUBIMENKO (1900) lehnte die Bezeichnung "Knospe" überhaupt ab und wählte den Ausdruck "versteckte Kurztriebe". Im englischen Sprachgebrauch werden sie als "dormant buds", "latent buds" (STONE und STONE 1943a), "trace buds" auf Grund ihrer Verbindung durch einen Knospenbasismarkstrahl bis zum Mark des Baumes (AARON 1946) oder "suppressed buds", "inhibited buds" (KORMANIK und BROWN 1969) benannt.

Von anatomischer Seite ist das Problem der Proventivknospen im Zusammenhang mit Wasserreiserbildung nur von KORMANIK und BROWN (1964, 1967a, 1969) an Liquidambar styraciflua sowie von CHATTAWAY (1958) und CREMER (1972) an den sehr speziellen Verhältnissen bei Eucalyptus spp. untersucht worden.

Über die Adventivknospen im Stammbereich liegt noch weniger Material vor. Die Untersuchung von KORMANIK und BROWN (1967b) bestätigt hinsichtlich ihrer Entstehung aus Wundkallus und Überwallungsgewebe im wesentlichen die Ansicht von Th. HARTIG.

Die sekundäre Entstehung der Wurzeln im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen ist im Vergleich zur Sproßbildung eine seltenere, weniger auffälligere Erscheinung. Die in der Literatur angegebenen Beobachtungen weisen meist auf den Ursprung solcher "Adventivwurzeln" oder "Hochwurzeln" aus Wundkallus nach Verletzungen der Stammrinde und weiteres Wachstum unter speziellen Bedingungen hoher Feuchtigkeit, z.T. sogar im Inneren ausgefaulter Stämme, hin (TUBEUF 1904, WEDDING 1904, WICHMANN 1926, NESBITT 1932, GIER 1945, NEUBAUER 1958).

Indes konnte bei einigen Baumarten auch eine Entstehung von Wurzeln am unverletzten Stamm, z.T. nach Überflutung oder Übererdung, festgestellt werden (FANKHAUSER 1900,

TUBEUF 1904, BORTHWICK 1905, SPÄTH 1913, MEYER 1938, LANNER 1966). Erwähnt sei in diesem Zusammenhang auch die Fähigkeit vieler Nadelbäume, aus übererdeten, unverletzten Zweigen (natürliche "Absenker") Wurzeln zu treiben und sich mittels solcher Ableger vegetativ verbreiten zu können (TUBEUF 1904, COOPER 1911, LUTZ 1939, BANNAN 1942b, KUOCH und AMIET 1970).

Von anatomischer Seite aus wurde das Problem der adventiven Wurzelbildung insbesondere an jungen Sprossen mit Hinblick auf die vegetative Vermehrung durch Stecklinge und Luftableger untersucht (HAISSIG 1974 a). Hier können die Wurzeln einmal durch Neudifferenzierung von Meristemen aus Zellen im Kambial-, Rinden- oder Kallusbereich entstehen. Zum anderen finden sich jedoch bei einer Reihe von Baumarten an den Trieben bereits präformierte Wurzelanlagen, aus denen sich dann etwa an Stecklingen die Wurzeln entwickeln. Solche "Wurzelkeime" wurden zuerst von TRECUL (1846) und VÖCHTING (1878) an Salix spp. beobachtet. Seither sind entsprechende Anlagen beschrieben worden an Salix spp. (VAN DER LEK 1924, CARLSON 1938, 1950, HAISSIG 1970a), Populus spp. (VAN DER LEK 1924, SHAPIRO 1958, BRAUN 1963, BRAUN und SCHLENKER 1964, SMITH und WAREING 1972a), Ribes nigrum (VAN DER LEK 1924), Malus spp. (BORTHWICK 1905, SWINGLE 1925, 1926, 1927), Sorbus aucuparia, Ulmus campestris, Acer, Thuja gigantea, Chamaecyparis lawsoniana (BORTHWICK 1905), Ficus carica (WOLF 1913) und Citrus medica (CARPENTER 1961). Teilweise beziehen sich diese Beobachtungen auch auf das Auftreten solcher Anlagen an älteren Bäumen, doch ist besonders hinsichtlich unserer Waldbäume noch wenig über Vorkommen, Entstehungsbedingungen und Entwicklung adventiver Wurzelanlagen am erwachsenen Stamm bekannt.

Ziel der vorliegenden Arbeit soll es nun sein, das Vorkommen und die Entwicklungsformen proventiver und ad-

ventiver Sproßanlagen einerseits und adventiver Wurzelanlagen andererseits im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen einer genaueren Klärung zu unterziehen. Die gemeinsame Behandlung dieser zunächst recht verschiedenartig erscheinenden Phänomene wurde deshalb gewählt, um Unterschiede, aber auch mögliche Gemeinsamkeiten in ihrem anatomischen Ursprung herausstellen zu können. Insbesondere der Vergleich zwischen adventiven Sproßanlagen und Wurzelanlagen scheint geeignet, einige grundsätzliche Fragen sekundärer Differenzierungsvorgänge an Baumgeweben zu erörtern.

Da viele der anatomischen Erscheinungen nur verstanden werden können, wenn man die physiologischen Einflüsse kennt, die ihre Entstehung und Entwicklung hervorrufen und steuern, sollen im Rahmen der Diskussion zum Schluß auch einige grundsätzliche physiologische Aspekte angesprochen werden.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Material

Es wurden Untersuchungen an Exemplaren folgender Baumarten durchgeführt:

Laubbäume: Acer pseudoplatanus L.
Betula pendula Roth
Fagus silvatica L.
Fraxinus excelsior L.
Populus trichocarpa Hook
Quercus robur L.
Quercus rubra L.
Salix alba L.
Tilia platyphyllos Scop.
Ulmus carpinifolia Gled.

Nadelbäume: Abies alba Mill.
Chamaecyparis lawsoniana (A. Murr.) Parl.
Larix decidua Mill.
Larix kaempferi (Lamb.) Carr.
Picea abies (L.) Karst.
Taxus baccata L.

Untersuchungsmaterial von Populus trichocarpa wurde freundlicherweise von der Baden-Württembergischen Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt aus ihren Versuchsanbauten in Liliental (Kaiserstuhl) zur Verfügung gestellt. Die anderen Baumarten stammen alle aus natürlichen Vorkommen oder forstlichen Anbauten in Wäldern der näheren Umgebung Freiburgs. Soweit erforderlich und möglich, wurden die altersmäßigen Entwicklungsstadien von der jungen Pflanze bis zum älteren Baum verfolgt.

2.2. Probeentnahme

Nur in einem Teil der Fälle waren die gesuchten Anlagen von außen erkennbar, sei es als schlafende Knospen oder bei adventiven Strukturen als leichte Rindenanschwellungen. Meist war daher zunächst eine Ablösung der Rinde im Kambialbereich erforderlich, um an Unregelmäßigkeiten der inneren Rindenoberfläche (meist Einsenkungen, seltener Ausstülpungen) das Vorhandensein von Sproß- oder Wurzelanlagen festzustellen. Entsprechend zeigte der Holzkörper des Stammes an diesen Stellen kleine keilförmige Auswüchse, bzw. Vertiefungen.

Durch die Notwendigkeit einer solchen Methode der Probeentnahme gelang es nur in einigen Fällen, Holz- und Rindenteil im Bereich einer Anlage zusammen zu entnehmen und zu präparieren; meist mußten die beiden Teile daher getrennt ausgewertet werden.

Die Entnahme der von außen sichtbaren Sproß- und Wurzelanlagen erfolgte direkt am Stamm mit Hammer und Stecheisen. Für die nicht sichtbaren Anlagen wurde die Rinde zunächst in einem größeren Bereich abgeschält und aus diesen Rindenstücken die gesuchten Gewebeteile, von innen erkennbar, mittels einer Gartenschere herausgeschnitten. Die zugehörigen Holzteile wurden gegebenenfalls auch mit dem Stecheisen entnommen.

2.3. Präparation und Auswertung

Sofort nach der Entnahme wurden die Gewebestücke in AFE-Lösung (90 % 70 %iger Alkohol, 5 % Formaldehyd,5 % Essigsäure) fixiert und dort für mindestens 24 h belassen. Konnten die Proben dann nicht sofort weiterverarbeitet werden, wurden sie auch für mehrere Tage in der Fixierlösung aufbewahrt. Vor der Herstellung der anatomischen Schnitte wurde die Fixierlösung durch 24stündiges Auswaschen in fließendem Leitungswasser entfernt.

Bei den Rinden von Abies, Tilia und Ulmus erwiesen sich die zahlreichen Schleimzellen als sehr störend für die Präparation, da der Schleim bei Wasserzutritt stark aufquillt und die Schnitte verschmiert. Das Problem konnte dadurch gelöst werden, daß die Rindenstücke für ein bis zwei Wochen in der Fixierlösung verblieben, wobei der Essigsäureanteil in diesem Fall auf 10 % erhöht wurde. Unter diesen Bedingungen wurde der Schleim fast vollständig hydrolysiert.

Alle Versuche, eine brauchbare Einbettungsmethode für die Rindengewebe zu finden, zeigten wenig zufriedenstellende Ergebnisse. Die Gewebe wurden daher alle uneingebettet auf dem Gefriermikroton geschnitten. Diese Methode erbrachte gute Schnittqualitäten und erwies sich zudem für einen zügigen Arbeitsablauf als vorteilhaft, da für die Untersuchungen etwa 7000 Schnitte von über 1000 einzelnen Gewebeproben angefertigt werden mußten.

Für den Gefrierschnitt stand ein großes Gefriermikroton mit elektrischer Kühleinrichtung "Kryomat" (Leitz) zur Verfügung. Die Proben wurden auf etwa -25°C tiefgefroren und Schnitte von 20-30 µ Dicke angefertigt. Sowohl reine Rindengewebe und Knospen als auch zusammenhängende Rinde-Holz-Stücke wurden auf diese Weise präpariert. Reine Holzproben hingegen wurden auf einem normalen Grundschlittenmikroton (Leitz) geschnitten.

Die Schnitte wurden anschließend mit Astrablau und Acridinrot/Chrysoidin gefärbt (DUJARDIN 1964), in aufsteigender Alkoholreihe entwässert und über Xyol als Intermedium schließlich in Entellan neu (Merck) auf dem Objektträger eingebettet.

Die mikroskopische Auswertung erfolgte am Forschungsmikroskop "Orthoplan" (Leitz). Die Mikrophotographien wurden zum Teil auf Kleinbildfilm mit automatischer Aufsatzkamera an diesem Mikroskop aufgenommen, zum Teil auch auf 9x12 cm Photoplatte mit der photographischen Einrichtung "Aristophot" (Leitz) mit Makro-Dia-Einrichtung.

3. ERGEBNISSE

3.1. Proventive Sproßanlagen

3.1.1. Quercus robur L. und Q. rubra L. (Abb. 1-4)

An jungen Trieben von Eichen gelangen nicht alle angelegten Knospen zur Sproßbildung, sondern eine Reihe von ihnen bleiben als "schlafende" Knospen in einem latenten Zustand. Während diese an älteren Stämmen von Quercus robur auf Grund der starken Borkenbildung häufig wenig auffallen, sind sie an der relativ lange glatt bleibenden Rinde von Quercus rubra deutlich sichtbar. Abb. 1 zeigt einen Schnitt durch eine solche Proventivknospe bei Quercus rubra. Von einer normalen Knospe unterscheidet sie sich durch ihre sehr viel zahlreicheren Knospenschuppen. In diesem Fall sind auf jeder Seite 18 Knospenschuppen vorhanden. An der Spitze befindet sich der Vegetationskegel, bedeckt von 2 jugendlichen Blattanlagen. Zuwachsbohrungen an der Stelle des Knospenansatzes ergaben hier ein Baumalter von 19 Jahren. Dies weist darauf hin, daß jedes Jahr durch Ausdifferenzierung der vorjährigen Blattanlagen in Knospenschuppen und Neubildung eines Paares von Blattanlagen die Anzahl der Knospenschuppen jeweils um eine Lage erhöht wird.

Diese Beziehung zwischen Alter und Anzahl der Knospenschuppen konnte auch an alten Individuen von Quercus rubra wie von Q. robur bestätigt werden. An den älteren Proventivknospen fallen indes die untersten Knospenschuppen allmählich ab, wobei die Narben der ehemaligen Ansatzstellen jedoch weiterhin sichtbar bleiben. Das, wenn auch sehr beschränkte, apikale Wachstum kann an alten Eichen zu Proventivknospen mit einer Länge von 15 mm führen.

Neben diesen deutlich hervorragenden Proventivknospen konnte sowohl bei Quercus robur wie bei Q. rubra eine

andere, von außen fast nicht erkennbare Knospenform gefunden werden (Abb. 2): Der Vegetationskegel, bedeckt von Blattanlagen und Knospenschuppen, sitzt hier fast direkt im Bereich der Rindenoberfläche. Diese Knospe verlängert sich an ihrer Basis zwar entsprechend dem Dickenwachstum der Rinde, an ihrer Spitze zeigt sie jedoch fast kein Verlängerungswachstum, sondern wächst gewissermaßen "in die Breite". Im Zuge des Dilatationswachstums der Rinde wandern die ältesten Knospenschuppen, direkt dem Periderm aufsitzend, immer weiter nach außen. Entsprechend finden im Bereich des Vegetationskegels Neubildungen von Blattanlagen statt, die hier jedoch offensichtlich nicht jährlich, sondern in größeren Abständen erfolgen. Insgesamt führen diese Vorgänge zu dem Bild einer "flachen Knospe". Insbesondere bei Quercus robur konnten indes auch Übergangsformen zu dem obigen Typ festgestellt werden, wobei die Knospenspitze mehr oder weniger stark aus der Rinde ragte.

An älteren Eichen findet häufig eine Vermehrung der ursprünglich primär vorhandenen Proventivknospen statt. Im Extremfall kann dies zur Bildung von "Maserkröpfen" führen. Bei Untersuchung solcher sekundärer Vermehrungen zeigte sich, daß sich die neuen Knospen stets als "Tochterknospen" an den primären Proventivknospen formen. Diese "Tochterknospen" können dabei sowohl der Basis (Abb. 3) wie auch der Spitze (Abb. 4) der "Mutterknospe" entspringen.

Die Proventivknospen von Acer pseudoplatanus und Betula pendula zeigen im übrigen prinzipiell ähnliche Entwicklungsformen wie diejenigen von Quercus spp.

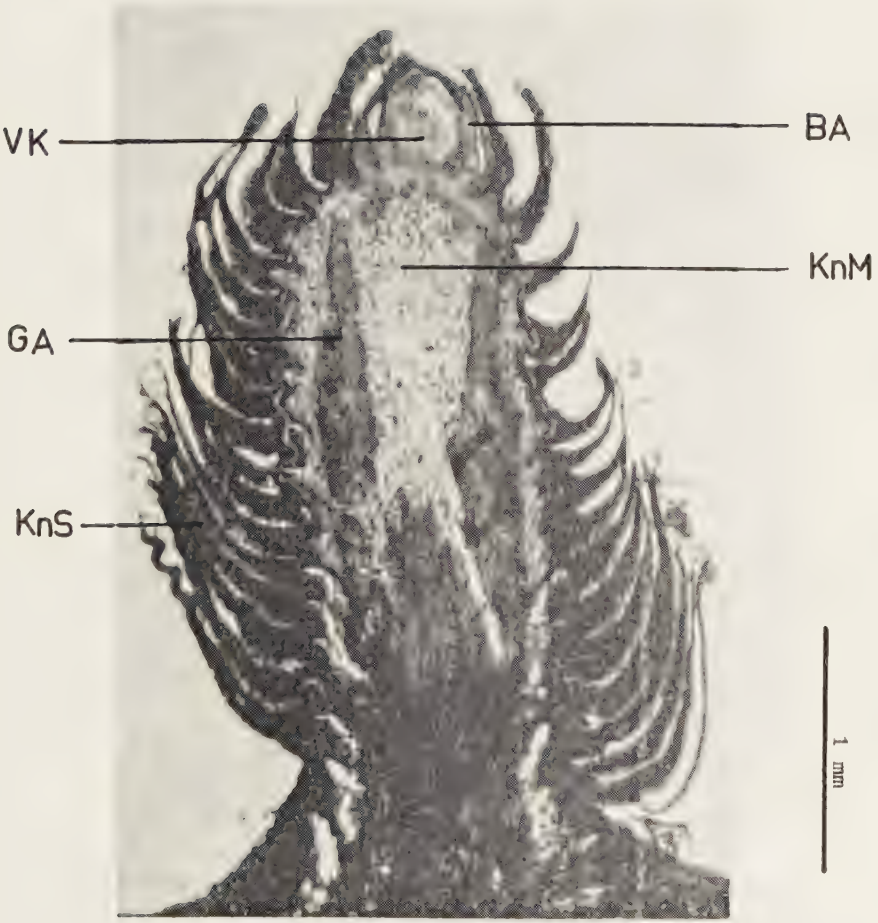


Abb. 1

Proventivknospe an 19-jähriger Quercus rubra. Querschnitt. (VK = Vegetationskegel, BA = Blattanlagen, KnS = Knospenschuppen, GA = Gefäßenschluß, KnM = Knospenmark)

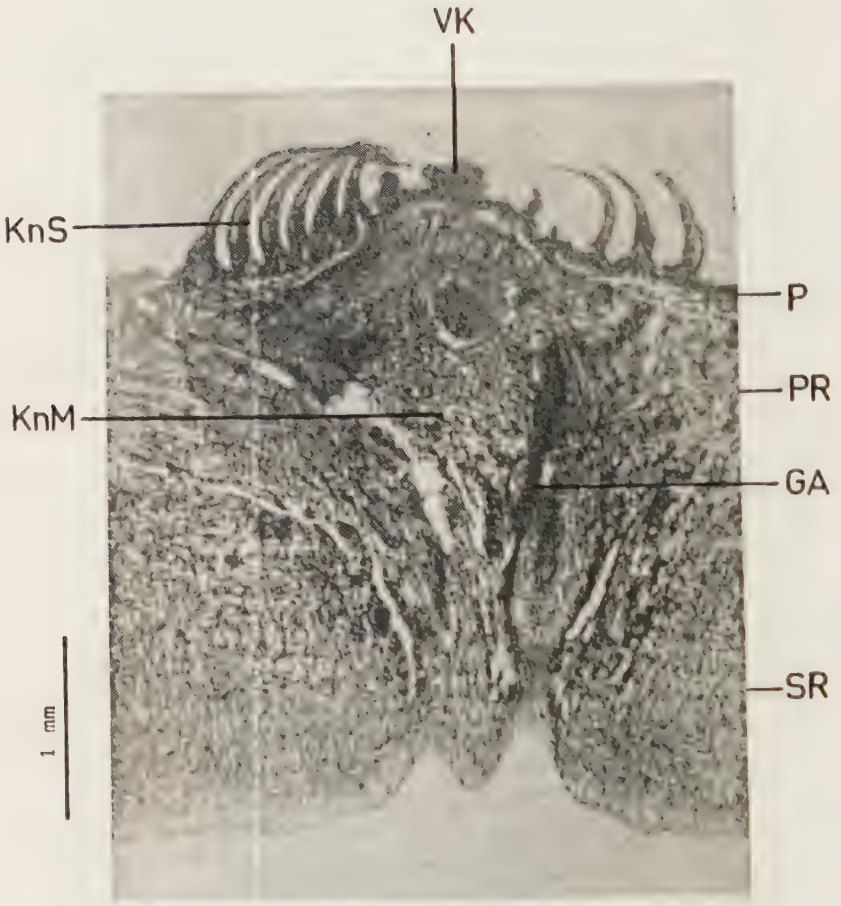


Abb. 2

"Flache Form" einer Proventivknospe an ca. 25-Jähriger Quercus robur. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, KnS = Knospenschuppen, VK = Bereich des Vegetationskegels, dieser im Schnitt nicht direkt getroffen, GA = Gefäßanschluß, KnM = Knospenmark)

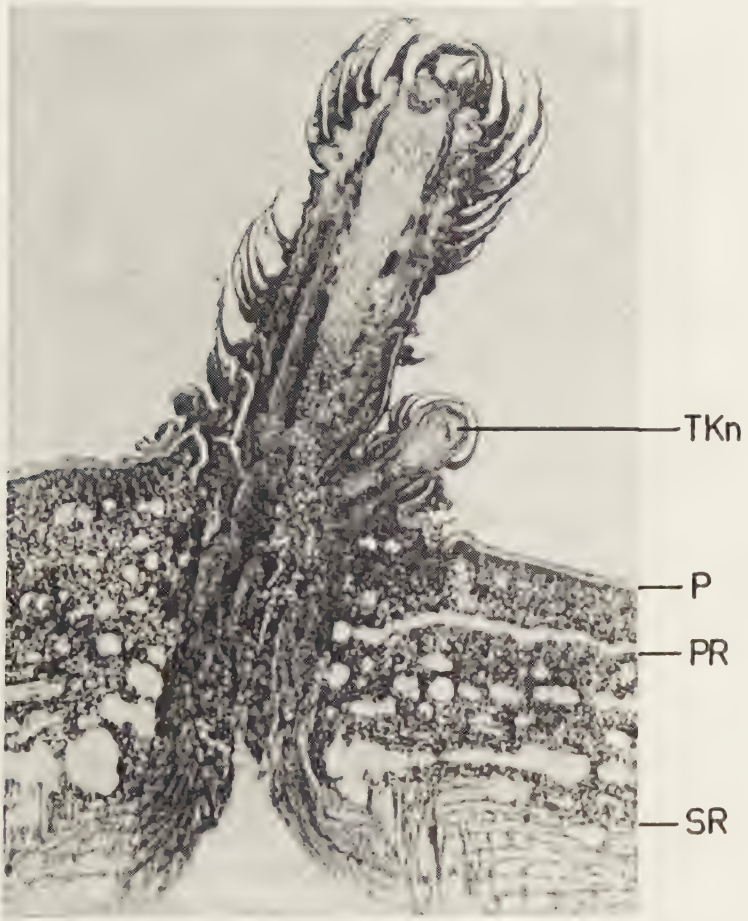


Abb. 3

Proventivknospe an ca. 20-jähriger Quercus rubra, an ihrer Basis hat sich eine Tochterknospe (TKn) gebildet. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

Abb. 4

Proventivknospe an ca. 50-jähriger Quercus robur. An der Spitze haben sich vier Tochterknospen (TKn) gebildet. Querschnitt. (KnS = Knospenschuppen)

3.1.2. Fagus silvatica L.
(Abb. 5)

Bis ins Alter von 40-50 Jahren können im Stammbereich von Buchen lebende Proventivknospen gefunden werden. Im höheren Alter sterben diese oft ab und es entwickeln sich aus den in der Rinde verbliebenen Knospenbasen die charakteristischen "Rindenknollen".

Die Proventivknospen an jüngeren und mittelalten Buchen biegen an ihrer Ansatzstelle zum Stamm hin ab und liegen der Rinde dicht längs an. Dabei sind die Knospen jedoch nur teilweise nach oben gerichtet, oft entwickeln sie sich vielmehr seitwärts, gekrümmt oder gar nach unten.

Abb. 5 zeigt einen Radialschnitt durch eine Proventivknospe an ca. 40-jähriger Fagus silvatica. Ähnlich wie bei Quercus zeigen auch diese Knospen ein apikales Wachstum. Abweichend von den Verhältnissen an den Eichen können hier jedoch jedes Jahr 1-2 neue Lagen von Blattanlagen gebildet werden. Diese werden im folgenden Jahr zunächst jeweils parenchymatisch, um nach 2-3 Jahren schließlich völlig zu verkorken und abzusterben. Die Anzahl dieser Knospenschuppen ist auf Grund der höheren Bildungshäufigkeit der Blattanlagen meist auch größer als das Alter der Knospe.

Ebenfalls im Gegensatz zu Quercus bleiben die Knospen nicht auf ganzer Länge freistehend, sondern ihre Innenseite verwächst mit der anliegenden Rinde. Dieser Vorgang wird bewirkt durch den schräg nach oben steigenden Verlauf des Knospenbasismarkstrahls, der aus dem Holz in die Knospenbasis führt. Im Zuge des Dickenwachstums des Stammes wandert der Gefäßanschluß der Knospe infolge dieser Schrägstellung immer weiter am Stamm empor, wodurch er stets in unmittelbarer Nähe der Spitze der sich stetig verlängernden Knospe bleibt. Die weiter basal gelegenen Teile der Knospe scheiden hingegen aus dem Gefäßanschluß aus und verschmelzen innen mit dem Rindenparenchym. Dadurch

ist die vollständige Folge der Knospenschuppen nur auf der Außenseite der Knospe zu erkennen. Der innere Teil wird mit dem Hochwachsen des Gefäßanschlusses durch die entstehenden Wuchsspannungen zusammen mit den angrenzenden Rindengeweben nach innen zum Holzkörper hin abgedrängt und wächst Stück für Stück in das Holz ein. Abb. 5 veranschaulicht diesen Vorgang durch die beiden oberhalb des Knospenbasismarkstrahles im Holz eingeschlossenen Steinzellenkomplexe aus der Rinde.

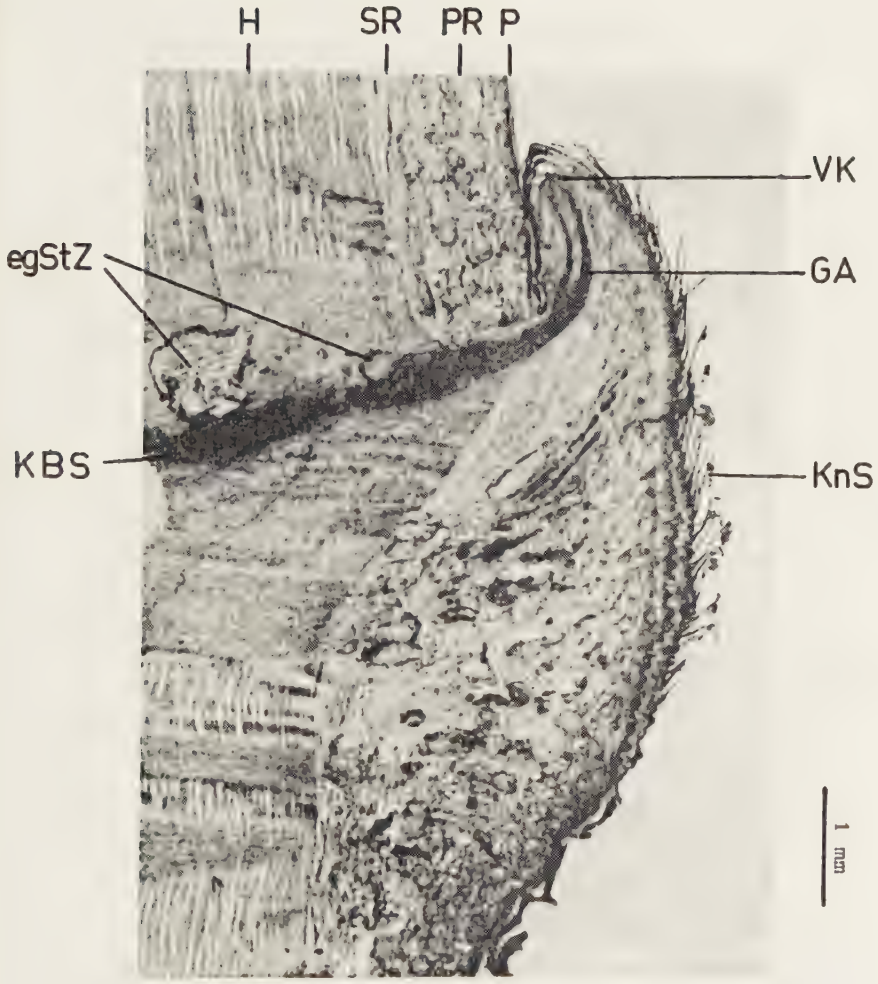


Abb. 5

Proventivknospe an ca. 40-jähriger Fagus silvatica. Radialschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, KBS = Knospenbasismarkstrahl, GA = Gefäßanschluß der Knospe, VK = Vegetationskegel, KnS = Knospenschuppen, egStZ = eingewachsene Steinzellen).

3.1.3. Taxus baccata L.
(Abb. 6)

An jungen Sproßachsen der Eibe werden in einer Reihe von Nadelachseln Knospen gebildet, die nicht zum Austrieb kommen. Diese sind am älteren Stamm als "schlafende Knospen" deutlich sichtbar (Abb. 6).

In der Entwicklungsform ähneln diese Proventivknospen denjenigen von Fagus silvatica. Es wird jedes Jahr an der Spitze eine neue Lage von Blattanlagen gebildet, während die vorjährigen sich zu Knospenschuppen ausdifferenzieren. Diese bleiben 3-4 Jahre in ihrer parenchymatischen Form lebend und vertrocknen dann. Durch den leicht schrägen Verlauf des Knospenbasismarkstrahles wird auch hier der Gefäßanschluß zur Knospenspitze im Verlauf des Dickenwachstums des Stammes "hochgerückt", so daß der basale Teil der Knospe die Leitungsverbindung verliert. Dieser basale Teil verschmilzt dann, wie bei der Buche, ganz mit dem Rindenparenchym. Hier bei der Eibe wird er anschließend jedoch im Zuge der Borkenbildung teilweise durch ein Innenperiderm nach außen abgeschnürt, so daß den Proventivknospen am älteren Baum im unteren Teil stets die verborkten Reste ihrer ehemaligen Basis anhaften. Die vertrockneten Knospenschuppen fallen in diesem Bereich ab, so daß nur noch ihre ehemaligen Ansatzstellen zu erkennen sind.

In einer Reihe von Fällen konnte festgestellt werden, daß solche "schlafenden Knospen" hin und wieder einige kleine Nadeln austreiben. Damit zeigen sie einen gewissen "Kurztriebcharakter".

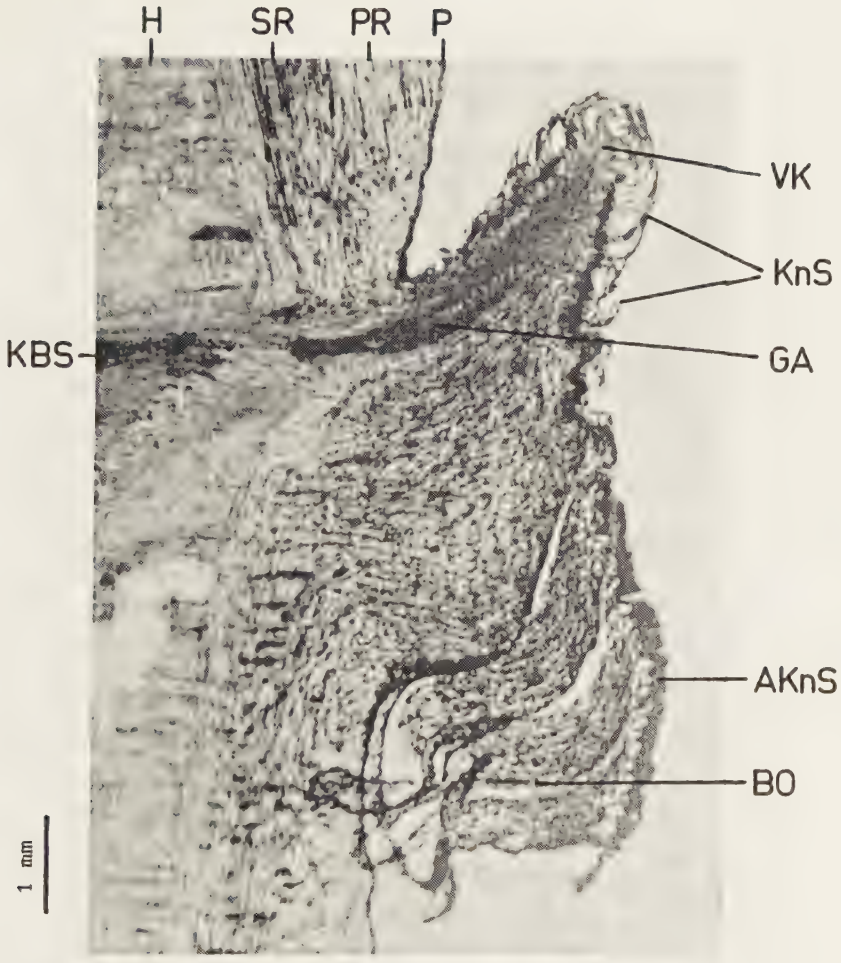


Abb. 6

Proventivknospe an ca. 50-jähriger Taxus baccata. Radialschnitt. (BO = Borke, P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, KBS = Knospenbasismarkstrahl, GA = Gefäßanschluß der Knospe, KnS = Knospenschuppen, AKnS = Ansatzstellen früherer Knospenschuppen, VK = Vegetationskegel)

3.1.4. Fraxinus excelsior L.
(Abb. 7-13)

Bei der Esche treiben die untersten Achselknospen eines Jahrestriebes häufig nicht aus und bleiben "schlafend". An den oberen Teilen des Jahrestriebes entsteht zudem jeweils direkt unter einer Seitenknospe in der Blattachsel eine kleine seriale Beiknospe. Diese Beiknospen treiben ebenfalls nicht aus und bleiben als Proventivknospen ruhend.
Radial durch das Holz vom Mark bis zur außen liegenden Proventivknospe zieht auch hier ein breiter Strang aus gleichmäßig in Radialrichtung gestreckten Parenchymzellen, die sehr frühzeitig verholzen. Außen mündet dieser Knospenbasismarkstrahl in einem "Holzhöcker", dem die Knospe dann direkt aufsitzt. Während sich dieser Holzhöcker mit zunehmendem Alter etwas verlängert und die Knospe damit nach außen schiebt, entwickelt sich die zwischen ihm und dem Vegetationskegel gelegene Knospenbasis während der gesamten Lebensdauer der Knospe nicht weiter. Da das geringe Verlängerungswachstum des Holzhöckers jedoch in keiner Weise mit dem sekundären Dickenwachstum der Rinde Schritt hält, sinkt die anfangs am jungen Trieb normal außen sitzende Knospe im Laufe der Jahre immer mehr in das umliegende Rindengewebe ein (Abb. 7-9). Die ursprünglichen Knospenschuppen vertrocknen nach einigen Jahren meist und fallen ab. Die Rinde wächst seitlich um die Knospe herum empor und führt dabei an ihren Flanken die Blattanlagen der jungen Knospe mit. Auf diese Weise findet man am älteren Stamm die zuerst gebildeten Blattanlagen am obersten Rand der entstehenden Rindeneinsenkung, in der die Knospe liegt (Abb. 10, 11). Die anschließend gebildeten Blattanlagen treten entsprechend an tiefer gelegenen Stellen auf. Dabei können sie von den gegenüberliegenden Seiten keilförmig ineinander übergreifen (Abb. 11), oder auch jeweils genau gegenüber stehen (Abb. 8, 9). Die Blattanlagen verlieren dabei ihre meristematische Natur und differen-

zieren sich zu parenchymatischen "Höckern" aus. Häufig bildet sich an ihrer Oberfläche ein Periderm; teilweise verkorken sie selber (Abb. 10). Eine Ähnlichkeit dieser Strukturen mit normalen Knospenschuppen besteht nicht, sie erscheinen vielmehr als reine Rindenausstülpungen. Lediglich die beiden jüngsten, den Vegetationskegel bedekkenden Blattanlagen sind in ihrer meristematischen Natur deutlich davon unterschieden. Die Anzahl der gebildeten Blattanlagen erhöht sich während des Lebens der Knospe nur wenig. Die aus den Blattanlagen entstehenden "Höcker" rekrutieren sich zunächst im wesentlichen aus den schon in der jungen Knospe am primären Trieb vorhandenen Anlagen. Ihre Anzahl ist daher nicht sehr hoch, meist 4-6 an jeder Seite der Rindeneinsenkung. Im unmittelbaren Bereich des Vegetationskegels können indes auch in späteren Jahren noch einzelne Blattanlagen neu gebildet werden.

Im Zuge des weiteren Dickenwachstums der Rinde können am älteren Stamm die oberen Ränder der Rindeneinsenkung wieder sekundär miteinander verwachsen und so die Knospe völlig in die Rinde einschließen (Abb. 12). Daß es sich hierbei tatsächlich um eine eingeschlossene Proventivknospe, und nicht um eine der später zu besprechenden adventiven endogenen Bildungen handelt, ist daran zu erkennen, daß auf der Oberfläche der ehemaligen Blattanlagen die gleichen Schmutzpartikel wie auf der Rindenoberfläche zu finden sind. Die Knospe muß also demzufolge früher Kontakt nach außen gehabt haben.

Eine weitere Entwicklungsmöglichkeit zeigt Abb. 13. Hier ist die Verbindung der Knospe mit dem Stamm in einem früheren Stadium völlig abgerissen. Unterhalb des Vegetationskegels bildete sich dann innerhalb der Rinde ein eigenständiger, ovaler Holzkörper aus unregelmäßig verlaufenden Fasern und verholzten Parenchymzellen. Vom Holzkörper des Stammes ist er durch eine breite Zone normalen, nach Abreißen der Knospenverbindung gebildeten Bastes

getrennt. Diese "Holzknolle" wächst nun nicht dadurch weiter, daß sie nach außen ein eigenes Kambium bildet, welches normal Holzzellen ausdifferenzieren würde. Vielmehr ist sie von einer breiten Schicht parenchymatischen Gewebes umgeben, welches die gleiche Struktur wie der innenliegende Holzkörper zeigt. Offensichtlich handelt es sich also bei der Vergrößerung der Holzknolle um ein rein parenchymatisches Wachstum, wobei die gebildeten unregelmäßigen Parenchymzellen anschließend einfach verholzen.

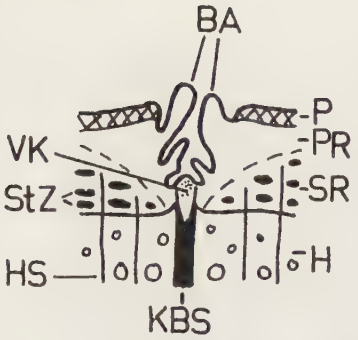


Abb. 7: Proventivknospe an 5-jähriger Fraxinus excelsior. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, VK = Vegetationskegel, BA = Blattanlagen, H = Holz, KBS = Knospenbasismarkstrahl, StZ = Steinzellen, HS = Holzstrahl)

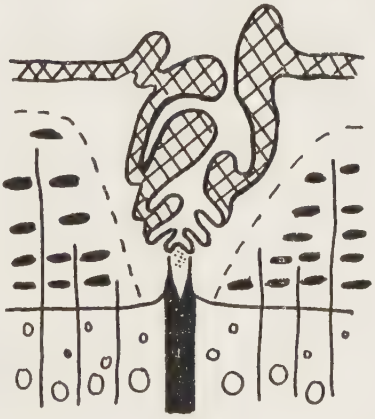


Abb. 8: Proventivknospe an ca. 30-jähriger Fraxinus excelsior. Querschnitt. Knospe tiefer in die Rinde eingesunken, ältere Blattanlagen stark verkorkt.

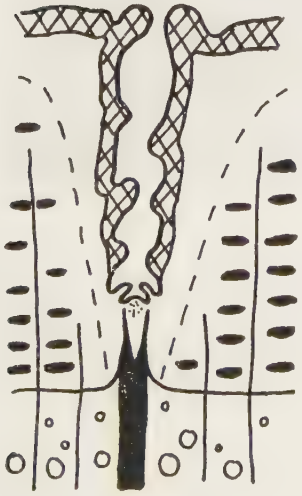


Abb. 9: Proventivknospe an ca. 50-jähriger Fraxinus excelsior

1 mm

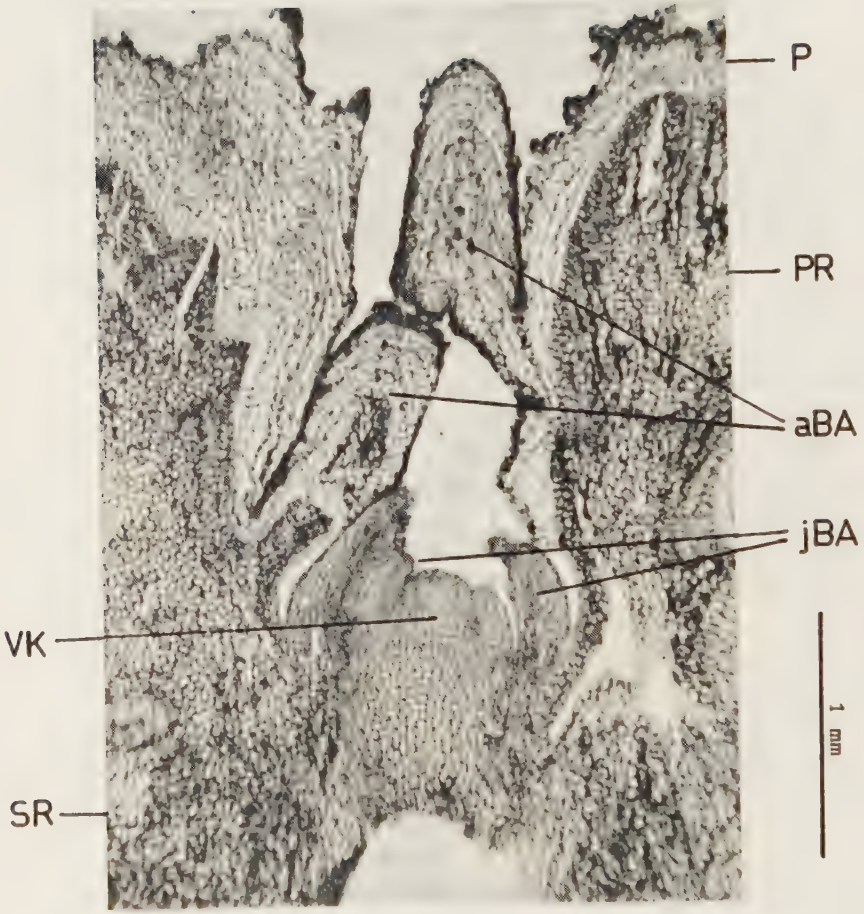


Abb. 10

Proventivknospe an ca. 30-jähriger Fraxinus excelsior. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, aBA = alte Blattanlagen, verkorkt, jBA = junge Blattanlagen, VK = Vegetationskegel)

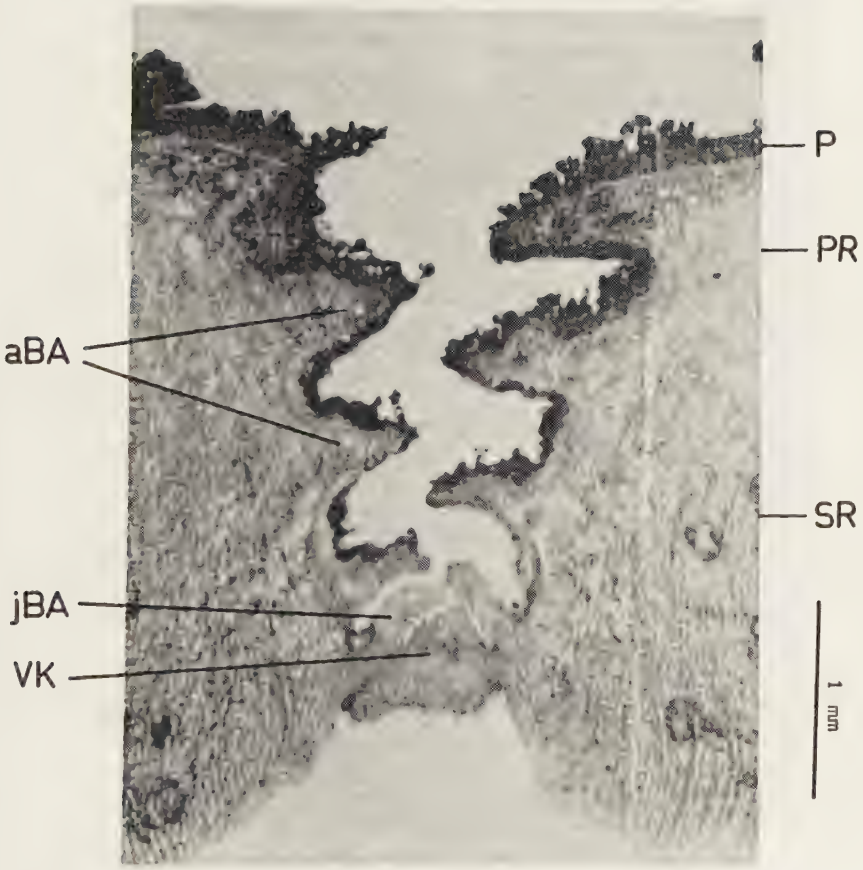


Abb. 11

Proventivknospe an ca. 40-jähriger Fraxinus excelsior. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, aBA = alte Blattanlagen, jBA = junge Blattanlagen, VK = Vegetationskegel)

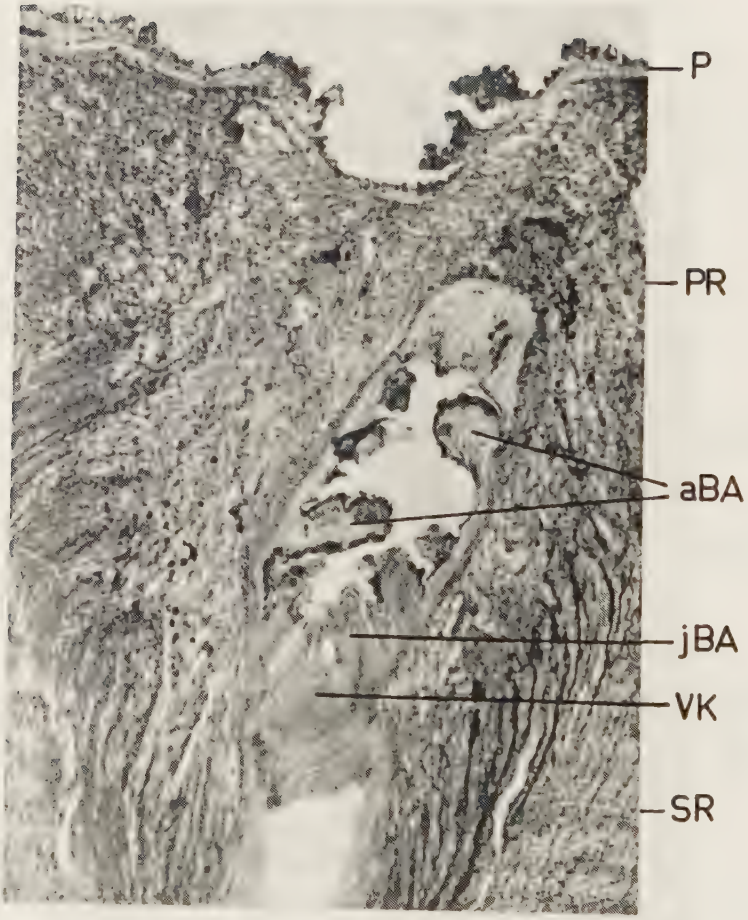


Abb. 12

Proventivknospe an ca. 50-jähriger Fraxinus excelsior, völlig von Rindengewebe umwachsen. Querschnitt.
(P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, aBA = alte Blattanlagen, jBA = junge Blattanlagen, VK = Vegetationskegel)

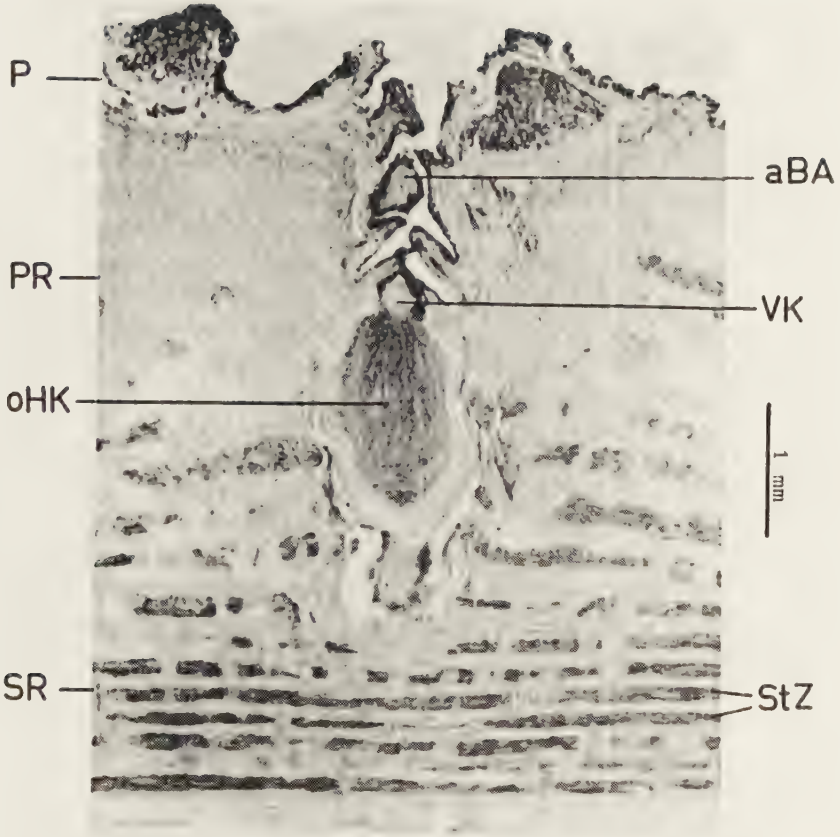


Abb. 13

Proventivknospe an ca. 40-jähriger Fraxinus excelsior. Die Knospe hat seit längerer Zeit die Verbindung zum Stamm verloren. An ihrer Basis hat sich ein ovaler Holzkörper (oHK) gebildet. Radialschnitt.(P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, StZ = Steinzellen, VK = Vegetationskegel, aBA = alte Blattanlagen)

3.1.5. Salix alba L.
(Abb. 14-17)

An jungen Trieben von Salix alba sitzen rechts und links an der Basis der Achselknospen, bzw. der sich daraus entwickelnden Seitenzweige, jeweils zwei kollaterale Beiknospen, die nicht austreiben. Diese sind nur rudimentär ausgebildet und von außen daher kaum sichtbar. Abb. 14 zeigt eine solche Knospe an der 4-jährigen Sproßachse einer Silberweide: In einer kleinen Rindeneinbuchtung befindet sich der Vegetationskegel, seitlich bedeckt von mehreren kleinen Blattanlagen. Ausgeprägte Knospenschuppen fehlen, statt dessen haben sich die meristematischen Zellen der äußeren Blattanlagen einfach zu Parenchymzellen ausdifferenziert und schließen damit direkt an das Parenchym der primären Rinde an.

An ihrer Basis sitzen die Knospen einem kleinen "Holzhöcker" am Stamm auf, der sich im Laufe der Jahre etwas verlängert. Da dieses Wachstum jedoch weitaus geringer ist als das sekundäre Dickenwachstum der Rinde, die Knospenbasis sich aber ebenfalls kaum verlängert, sinkt die Knospe allmählich immer tiefer in die Rinde ein. Wie bei Fraxinus excelsior werden auch hier im Verlauf dieser Entwicklung die ursprünglichen Blattanlagen an den Rändern der entstehenden Rindeneinsenkung mitgeführt. Invers angeordnet (die ältesten Blattanlagen oben), greifen sie von den gegenüberliegenden Seiten her über dem Vegetationskegel ineinander (Abb. 15, 16, 17). Die Entwicklungsform der Blattanlagen unterscheidet sich dabei von denen der Esche. Sie wachsen hier zu länglich gebogenen parenchymatischen Strukturen aus, die schon gewisse Ähnlichkeit mit normalen Knospenschuppen aufweisen. Auch werden bei der Weide im Laufe der Zeit mehr Blattanlagen neu gebildet als bei der Esche. Die daraus entstehenden "Schuppen" sind tief miteinander verzahnt, häufig sogar ohne Zwischenraum, so daß die innen liegenden jungen Knospenteile vollständig überdeckt sind.

Mit Einsetzen der Borkenbildung werden auch die ältesten ehemaligen Blattanlagen davon erfaßt, so daß sie nun zu Borkenschuppen werden (Abb. 16, 17). Bei dicht miteinander verzahnten vormaligen Blattanlagen kann die Borkenbildung auch quer durch diese hindurchgreifen, so daß die Knospe unter einer völlig geschlossenen Borkenschicht liegt (Abb. 17).

Ein Erkennen der Knospen von außen, schon am jungen Stamm schwierig, ist daher am älteren Baum unmöglich.

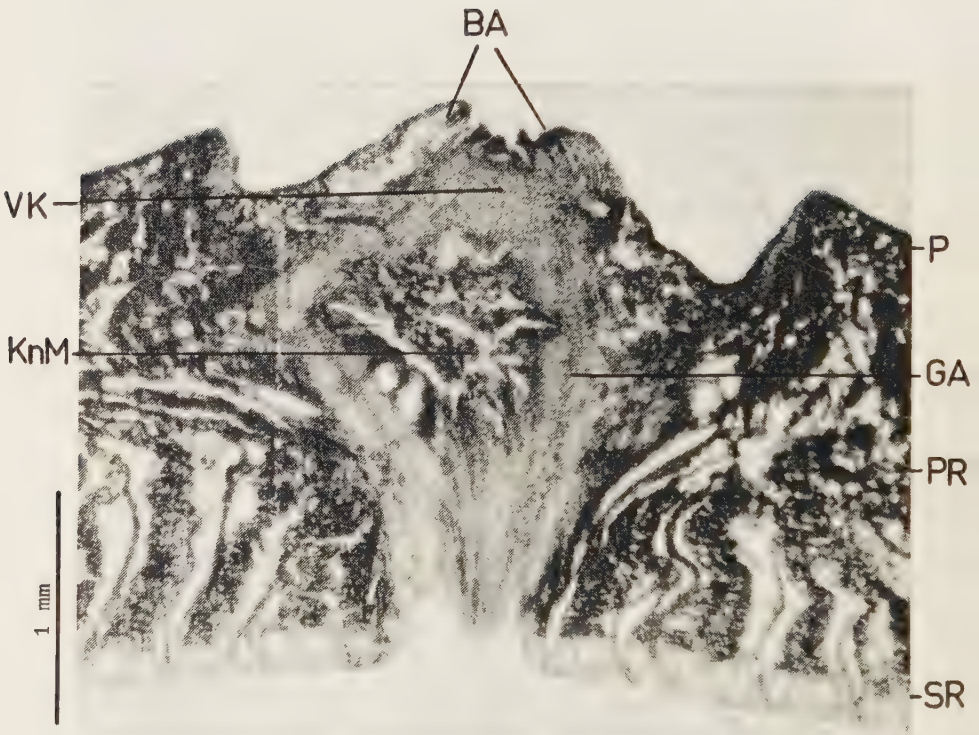


Abb. 14

Proventivknospe (als kollaterale Beiknospe) an 4-jähriger Salix alba. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, GA = Gefäßanschluß der Knospe, KnM = Knospenmark, VK = Vegetationskegel, BA = Blattanlagen)

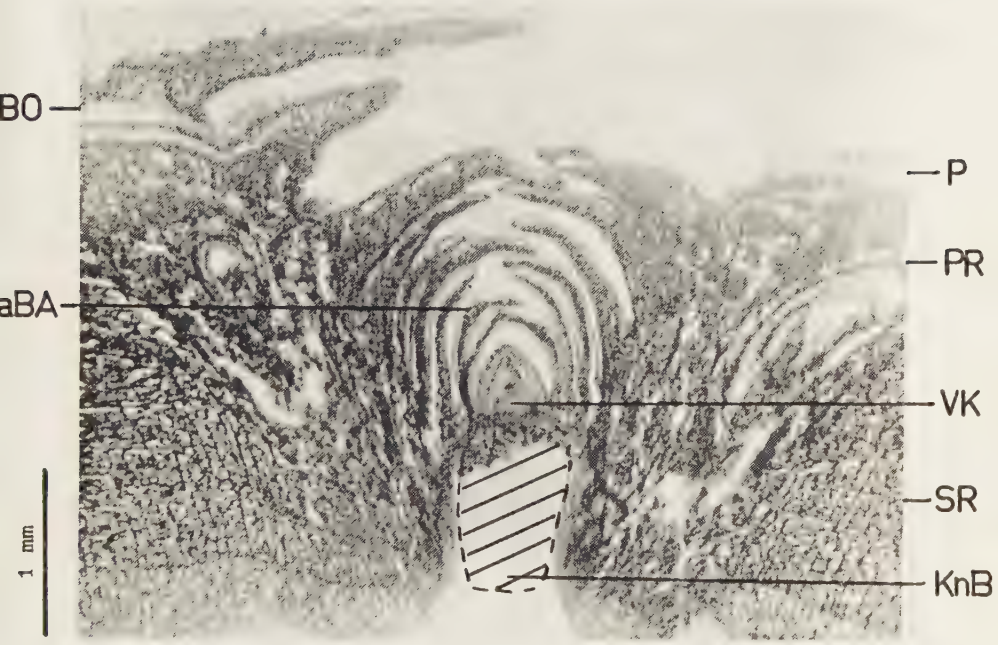


Abb. 15
Proventivknospe an ca. 30-jähriger Salix alba.
Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde,
SR = Sekundäre Rinde, BO = Borke, VK = Vegetationskegel, aBA = alte Blattanlagen, KnB = Knospenbasis,
bei der Probeentnahme abgerissen)

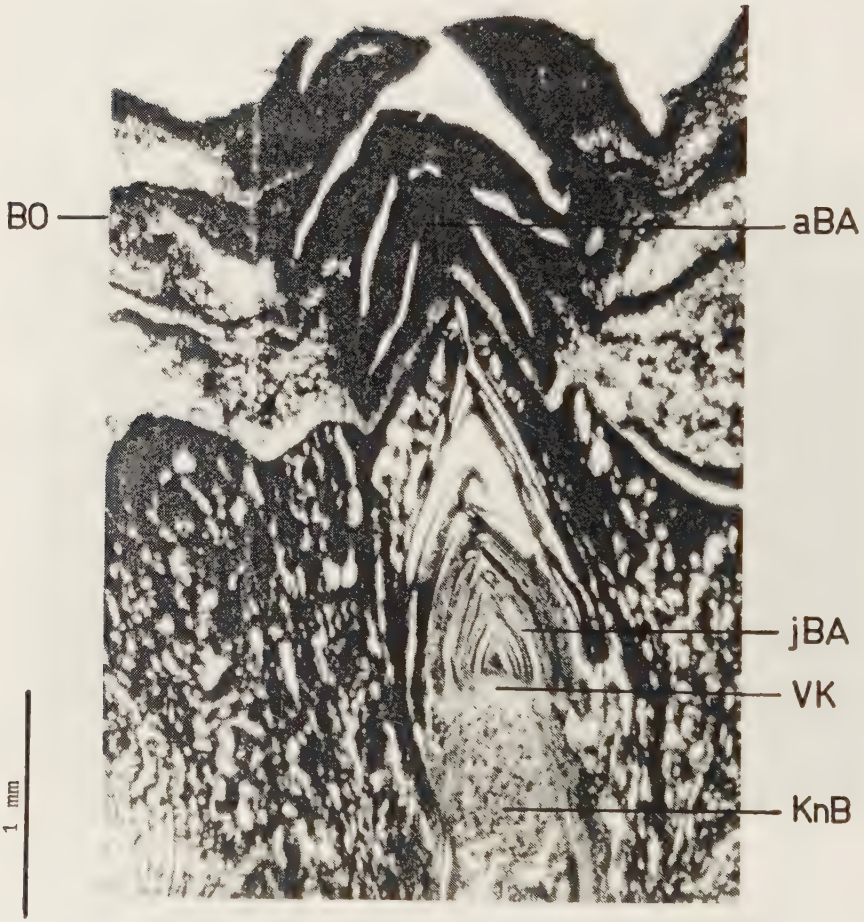


Abb. 16

Proventivknospe an ca. 50-jähriger Salix alba.
Querschnitt. (BO = Borke, aBA = alte Blattanlagen,
jBA = junge Blattanlagen, VK = Vegetationskegel,
KnB = Knospenbasis)

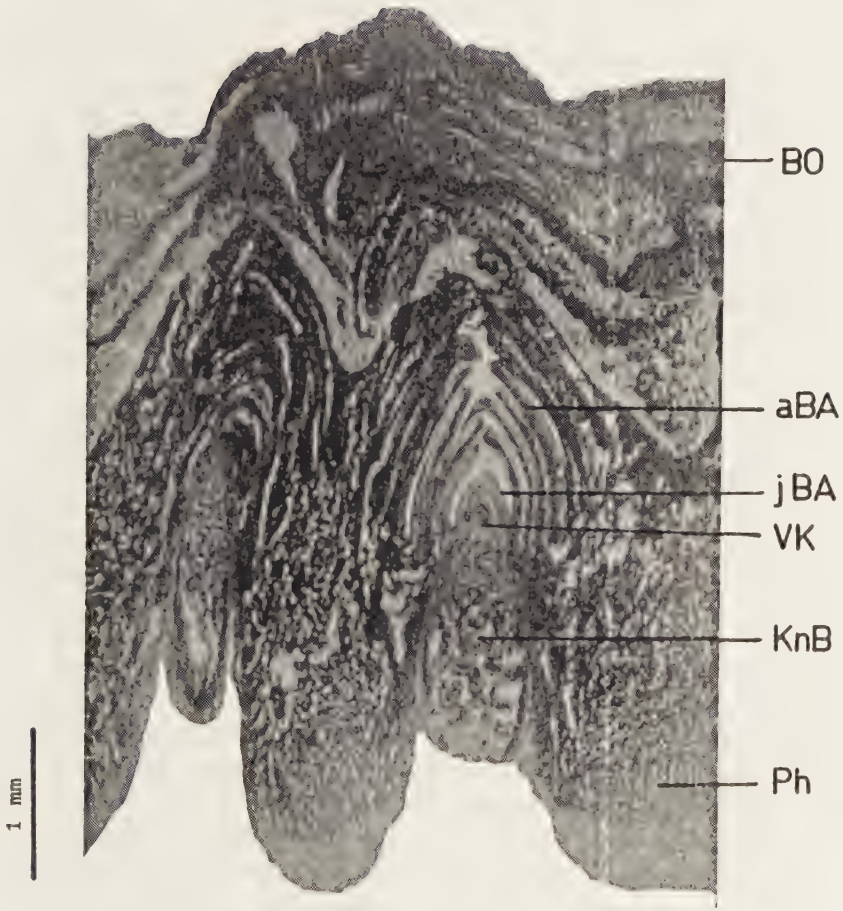


Abb. 17

Zwei Proventivknospen an ca. 50-jähriger Salix alba, durch eine geschlossene Borkenschicht überdeckt. Querschnitt. (BO = Borke, aBA = alte Blattanlagen, jBA = junge Blattanlagen, VK = Vegetationskegel, KnB = Knospenbasis, Ph = Phloem)

3.1.6. Abies alba Mill. (Abb. 18-25)

Neben den deutlich sichtbaren Terminal- und Seitenknospen bildet die Tanne am primären Trieb in einer Reihe von Nadelachseln kleine, kaum sichtbare Knospen aus, welche nicht austreiben. Im Verlauf des sekundären Dickenwachstums der Rinde sinken diese Knospen in den ersten Jahren teilweise in das umgebende Gewebe ein (Abb. 18). Vom Mark des Triebes aus zieht ein Knospenbasismarkstrahl als durchgehende Verbindung radial durch das Holz zu der jeweils außen liegenden Proventivknospe (Abb. 19).

Im Zuge des Dilatationswachstums der Rinde wird auch eine solche Knospe in tangentialer Richtung gedehnt; dabei entsteht aus dem ursprünglichen Vegetationskegel eine flache "Scheitelgrube", die rechts und links von zwei jungen Blattanlagen bedeckt wird. Von den Rändern der entstandenen Rindeneinsenkung reichen eine Reihe verkorkter Knospenschuppen über diese meristematische Spitze der Knospe und füllen so die Rindenlücke über der Knospe aus.

Im Gegensatz zur Esche, wo die anfängliche Einsenkung der Knospe sich auch in späteren Jahren immer weiter vertieft, hält nun bei der Tanne das Wachstum der Knospenbasis im weiteren mit dem Dickenwachstum der Rinde Schritt, so daß sich die anfängliche Einsenkung nur wenig mehr vertieft. Auch an älteren Bäumen konnten daher Proventivknospen mit "Scheitelgrube" und Blattanlagen, bedeckt von einigen verkorkten Knospenschuppen, in nur kleinen Rindeneinsenkungen gefunden werden (Abb. 20). So zeigen diese Knospen an älteren Tannen andererseits eine gewisse Ähnlichkeit mit der "flachen" Form der Proventivknospen bei Quercus (vgl. Abb. 2). Da die Knospenschuppen sich von dem äußeren Korkgewebe der Rinde nicht unterscheiden und an dieses direkt anschließen, sind die Knospen am jungen wie am älteren Stamm weitgehend von außen nicht zu erkennen. Sie können nur nach Entfernung der Rinde entdeckt werden, da sie am Stamm einem kleinen "Holzhöcker" aufsitzen, der in die innere Rinde hineinreicht.

Analog zu den Verhältnissen bei der tieferen Einsenkung an Esche kann es auch hier an der Tanne bei der flacheren Einsenkung zu einer sekundären Verwachsung der oberen Rindenränder kommen. Auf diese Weise bildet sich über der Knospe eine dünne Rindenschicht mit durchgehendem Oberflächenperiderm, unter der in einem Hohlraum "Scheitelgrube", Blattanlagen und Knospenschuppen gelegen sind (Abb. 21).

Bei einer schräg in die Rinde einwachsenden Knospe konnte in einem Fall die Bildung eines dicht unter der Rindenoberfläche verlaufenden "Kanals" mit von den Rändern aus ineinandergreifenden Knospenschuppen beobachtet werden (Abb. 22).

Gelegentlich konnte festgestellt werden, daß auch die Blattanlagen und die "Scheitelgrube" von der Verkorkung erfaßt wurden. Dann entwickelten sich aus den verbliebenen meristematischen Zellen der Knospenbasis eigenständige, undifferenzierte Meristemkomplexe in einer Form, wie sie ähnlich bei Picea abies gefunden wurde (s. Kap. 3.1.7.).

Bleibt die Knospe zunächst weiterhin intakt, so kommt es am älteren Stamm allmählich zu einer Verholzung der Knospenbasis. Dies kann dahin führen, daß sich nach Absterben der oberen meristematischen Teile und Abreißen der Verbindung zum Holzkörper des Stammes in der Rinde ein eigenständiger, ovaler Holzkörper mit Kambium und konzentrischen Holzlagen bildet (Abb. 23).

Zweimal konnte die auffallende Erscheinung einer Triebbildung ohne Anschluß an das Stammholz festgestellt werden. Dabei entsprang der Trieb jeweils direkt einer nur oberflächlich in der Rinde sitzenden kleinen Holzknolle (Abb. 24). Hier war die Verbindung der Knospe mit dem Stamm schon früh abgerissen, an ihrer Basis hatte sich ein isolierter Holzkörper gebildet und schließlich war sie nach Jahren doch noch ausgetrieben.

Abschließend sei noch auf ein Phänomen hingewiesen, das in zwei Fällen beobachtet wurde: Von der bereits weitgehend verholzten Basis einer älteren Proventivknospe zweigt in der Rinde ein schmaler Holzstrang seitlich ab, an dessen Spitze sich ein kleines meristematisches "Köpfchen" gebildet hat (Abb. 25). Diese Bildung ist dabei völlig von Rindenparenchym umschlossen.

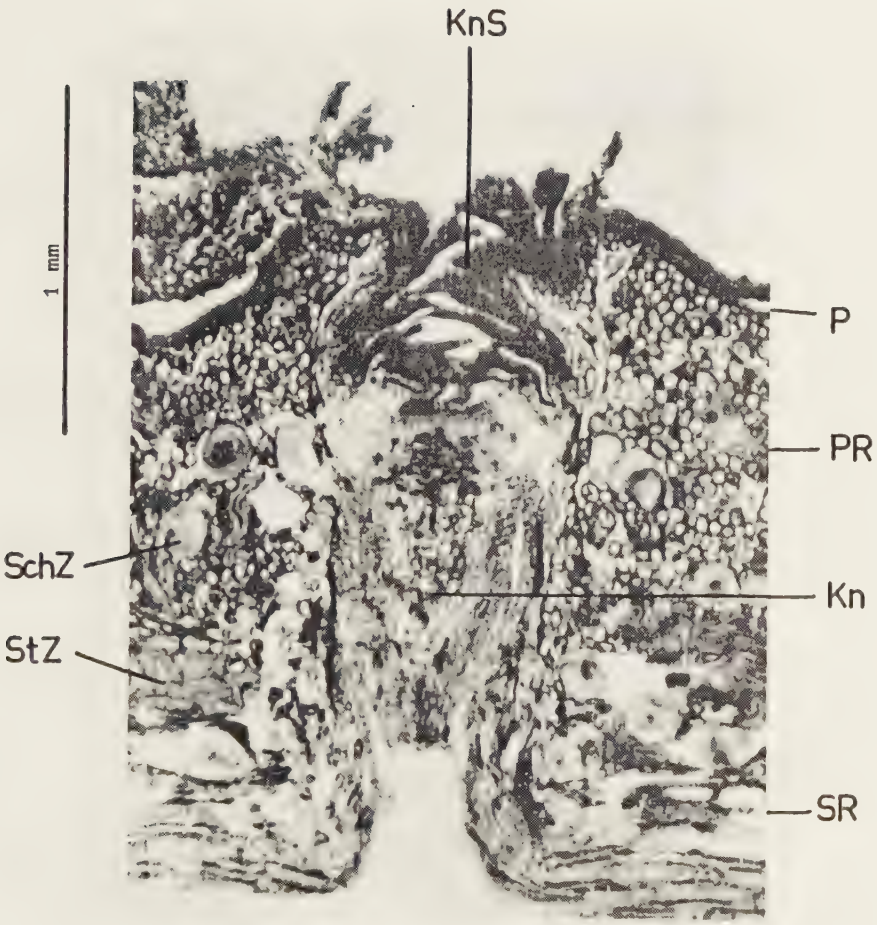


Abb. 18

Proventivknospe an einer 4-jährigen Abies alba. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, StZ = Steinzellen, SchZ = Schleimzellen, Kn = Knospe, KnS = Knospenschuppen)

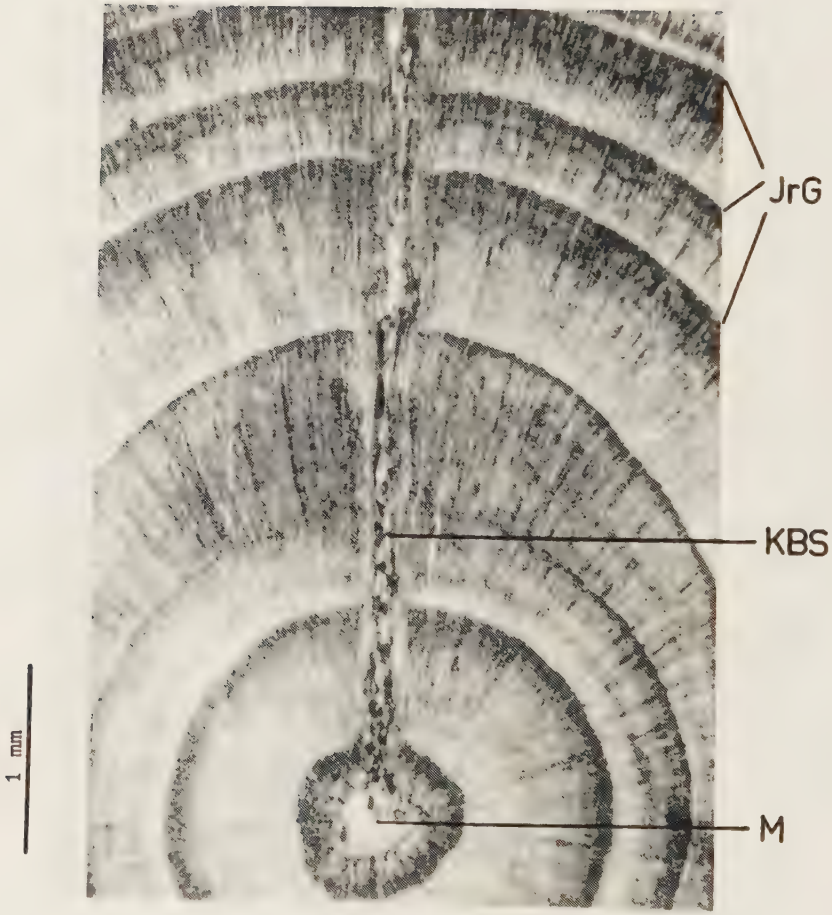


Abb. 19

Knospenbasismarkstrahl (KBS) einer Proventivknospe an 8-jähriger Abies alba, vom Mark (M) bis zur außen liegenden Knospe durchgehend radial das Holz durchziehend. Auf ähnliche Weise sind auch die meisten proventiven Sproßanlagen an anderen Baumarten mit dem Mark eines Haupt- oder Seitentriebes verbunden. Querschnitt. (JrG = Jahrringgrenzen)

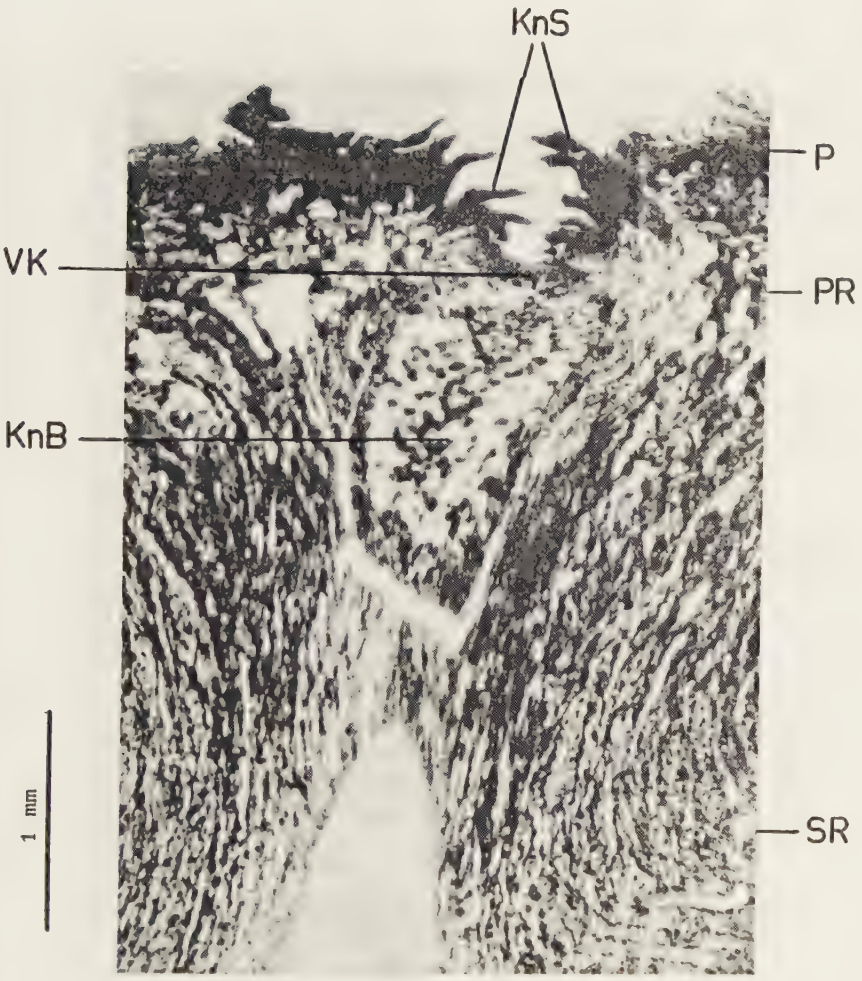


Abb. 20

Proventivknospe an ca. 30-jähriger Abies alba. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, KnB = Knospenbasis, KnS = Knospenschuppen, VK = Vegetationskegel in Form einer"Scheitelgrube")

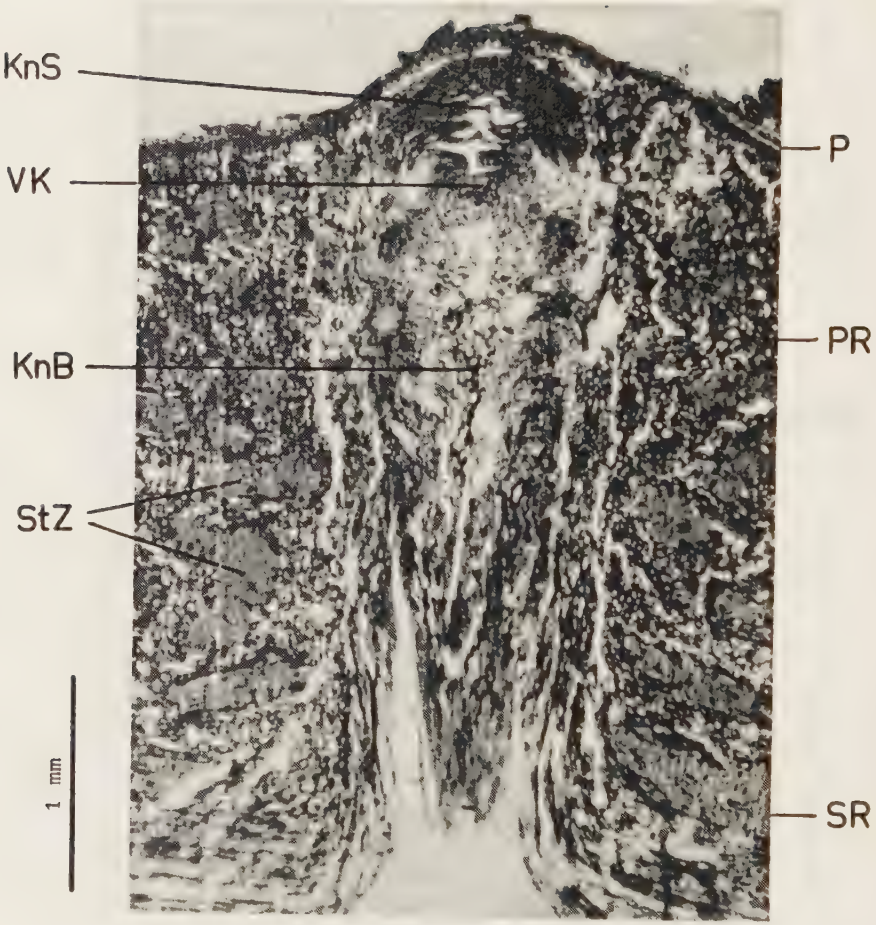


Abb. 21

Proventivknospe an ca. 40-jähriger Abies alba, völlig in die Rinde eingewachsen. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, StZ = Steinzellen, KnB = Knospenbasis, KnS = Knospenschuppen, VK = Vegetationskegel in Form einer "Scheitelgrube", darüber zwei Blattanlagen).

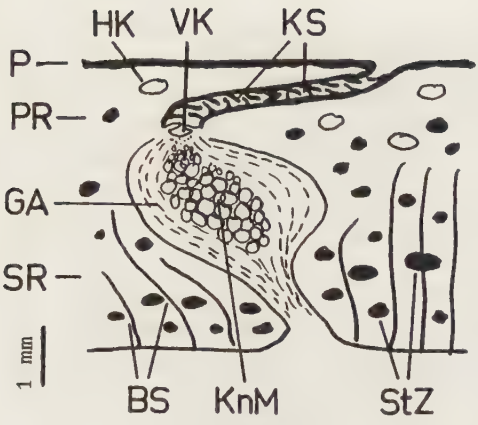


Abb. 22: Schräg eingewachsene Proventivknospe an ca. 40-jähriger Abies alba. Querschnitt. (P= Periderm, PR = Primäre Rinde, SR= Sekundäre Rinde, StZ = Steinzellen, HK = Harzkanal, KnS = Knospenschuppen, VK = Vegetationskegel in Form einer "Scheitelgrube", darüber zwei Blattanlagen, GA = Gefäßanschluß, KnM = Knospenmark, BS = Baststrahl)

Abb. 23: Endogene Holzknolle aus der Basis einer abgestorbenen Proventivknospe an ca. 60-jähriger Abies alba. Querschnitt.

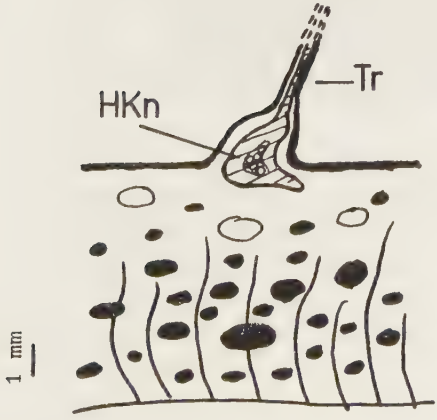


Abb. 24: Triebbildung (Tr) aus einer kleinen Holzknolle (HKn) in der Außenrinde einer ca. 70-jährigen Abies alba. Querschnitt.

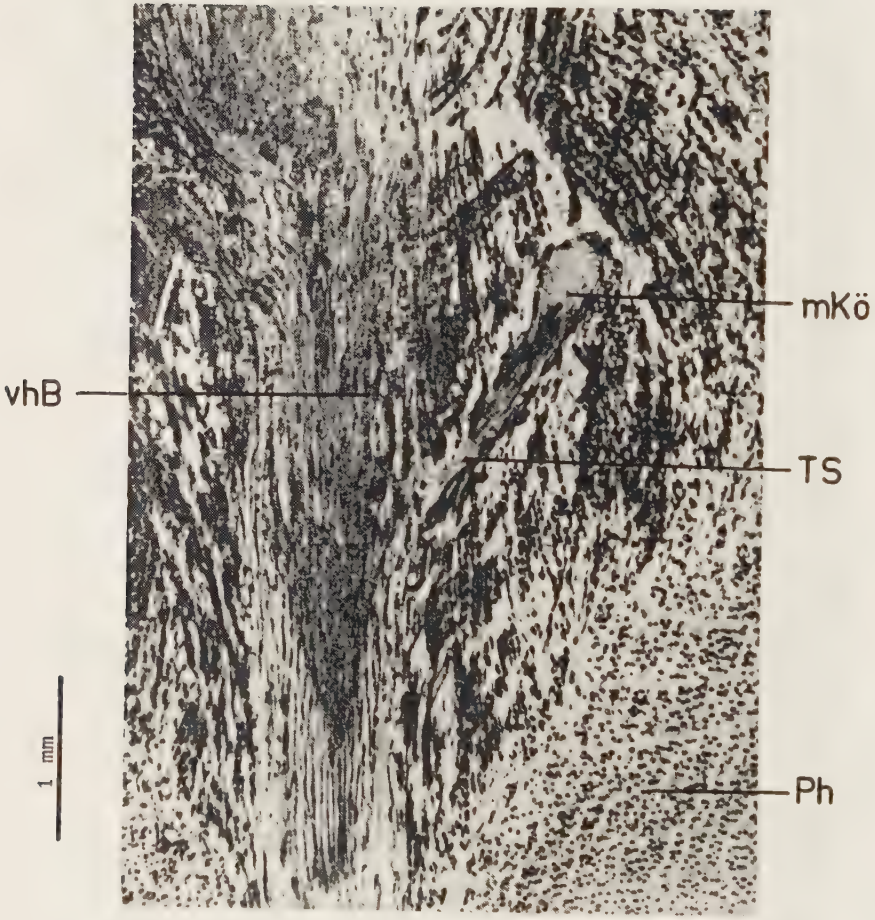


Abb. 25

Verholzte Basis (vhB) einer Proventivknospe an ca. 70-jähriger Abies alba, ein kleiner Tracheidenstrang (TS) mit meristematischen "Köpfchen" (mKö) abzweigend. Querschnitt. (Ph = Phloem)

3.1.7. Picea abies (L.) Karst.
(Abb. 26-32)

An jungen Fichtenstämmchen konnten in einer Reihe von Nadelachseln, bevorzugt im Bereich der Astquirle, kleine "schlafende" Knospen gefunden werden. Ähnlich wie bei der Tanne sind auch hier diese Knospen zum Teil in die Rinde eingesunken (Abb. 26). Verkorkte Knospenschuppen bedecken dabei den Vegetationskegel und die jungen Blattanlagen. Während bei der Tanne die Knospen in dieser Form mehrere Jahrzehnte lang lebensfähig bleiben, überdauern sie bei der Fichte indes nur etwa 3-7 Jahre. Dann greifen die Verkorkungsvorgänge auch auf die jungen Blattanlagen und den Vegetationskegel über, und schließlich wird die ganze Spitze der Knospe durch ein Periderm abgeschnitten (Abb. 27). In der Rinde zurück bleibt so nur die Knospenbasis. Diese besitzt bei der Fichte jedoch auf ihrer ganzen Ausdehnung sehr lange eine meristematische Natur, wie in Abb. 26 und 27 aus ihrer Zusammensetzung aus kleinen, dünnwandigen Zellen mit großem Zellkern ersichtlich ist.

Diese Knospenbasis führt nun im Verlauf des weiteren Baumwachstums eine eigenständige Entwicklung durch und kann recht lange lebensfähig bleiben. Noch an 50-jährigen Fichten konnten im Rahmen dieser Untersuchung solche Knospenbasis-Meristeme gefunden werden, doch mag die potentielle Lebensdauer in einzelnen Fällen auch noch höher liegen.

Die weitere Entwicklung dieser Meristeme kann verschiedene Formen annehmen. Das Meristem kann ein nur geringes Längenwachstum zeigen, das mit dem Dickenwachstum der Rinde nicht Schritt hält. Auf diese Weise wird es von der Rinde überwachsen und in diese eingeschlossen (Abb. 28). Die ehemalige Knospenbasis kann jedoch auch mit dem Rindenwachstum entsprechend sich verlängern, so daß sie mit ihrer Spitze, wie zum Zeitpunkt ihrer Entstehung, immer nahe der Rindenoberfläche bleibt. (Abb. 29, 30,31). Das Meristem

kann schließlich auch einen sehr forcierten Wuchs an den Tag legen, so daß es über die Rindenoberfläche hinauswächst (Abb. 32). Diese Rindenaufwölbungen können dabei von außen zunächst für echte Knospen gehalten werden. Im Schnitt zeigt es sich jedoch, daß die Bedeckung nicht aus Knospenschuppen, sondern aus einer durchgehenden Peridermkappe besteht.

Im Rahmen der Entwicklung am älteren Stamm zeigen sich im basalen Teil der ehemaligen Knospenbasis Ausdifferenzierungen des Meristems in Parenchymzellen und tracheidale Stränge. Der apikale Teil zeichnet sich hingegen weiterhin durch eine besonders kleinzellige meristematische Natur aus, die gelegentlich gar in der Bildung eines größeren rundlichen Meristemköpfchens zum Ausdruck kommt (Abb. 29).

Durch seitliche Abspaltung von Meristemzellen kann sich die ehemalige Knospenbasis im frühen Stadium vermehren und so zu einem gehäuften Vorkommen solcher undifferenziert meristematischer Strukturen an gewissen Stellen führen. Die einzelnen Keime rücken dabei im Verlauf des Dickenwachstums des Stammes immer weiter auseinander, so daß am älteren Baum an Stelle einer ursprünglichen Knospenbasis in gewissen Abständen nebeneinander mehrere Meristeme auftreten können.

In allen diesbezüglich untersuchten Fällen konnte eine durchgehende Verbindung der Meristeme mit dem Mark des Stammes oder dem Mark eines eingewachsenen Seitenastes an dessen Basis festgestellt werden. Damit kann die eindeutig proventive Natur dieser Bildungen nachgewiesen werden. Diese durchgehende Verbindung wird durch jährliches Verlängerungswachstum des ursprünglichen Knospenbasismarkstrahles bewirkt. An der Holzoberfläche endet dieser jeweils in einem kleinen "Holzhöcker", dem in der Rinde dann das Meristem aufsitzt.

Bei einigen wenigen Schnitten durch diese Strukturen an jungen Fichten konnten auf der Rindenoberfläche über dem Meristem nicht die normalerweise noch einige Zeit anhaftenden Reste der abgetrennten Knospenschuppen gefunden werden. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß sich solche Keime gelegentlich direkt aus Achselmeristemen entwickeln, die unterdrückt blieben und keine Knospen bildeten.

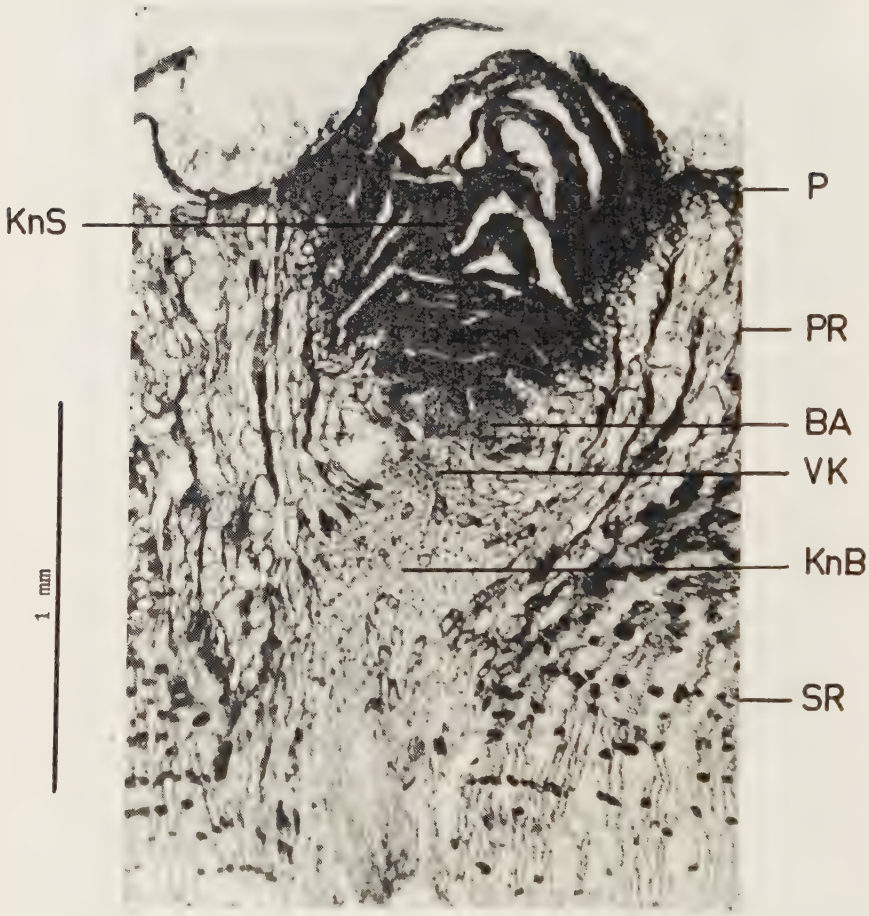


Abb. 26

"Schlafende" Knospe an 3-jähriger Picea abies. Die Knospenbasis noch weitgehend meristematisch. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, KnS = Knospenschuppen, BA = Blattanlagen, VK = Vegetationskegel, KnB = Knospenbasis)

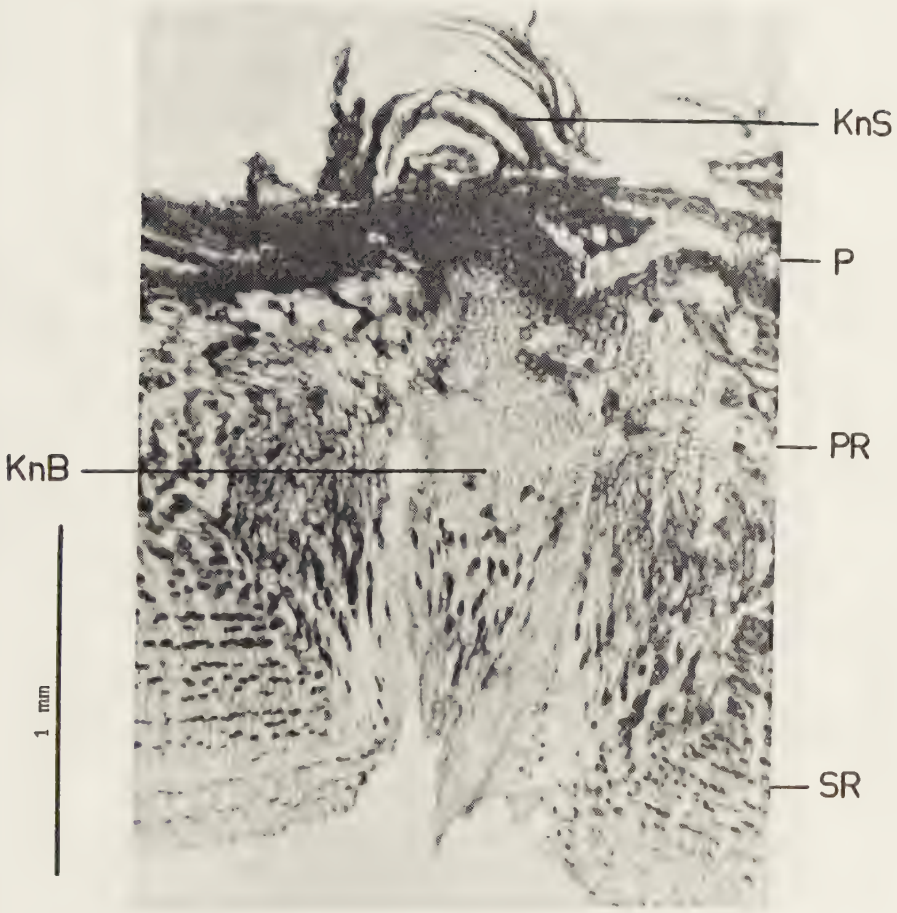


Abb. 27

Ehemalige Proventivknospe an 6-jähriger Picea abies. Die Knospenspitze ist durch ein Periderm abgeschnürt worden. Darüber die Reste der Knospenschuppen, darunter die meristematische Knospenbasis. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, KnB = Knospenbasis, KnS = Knospenschuppen)

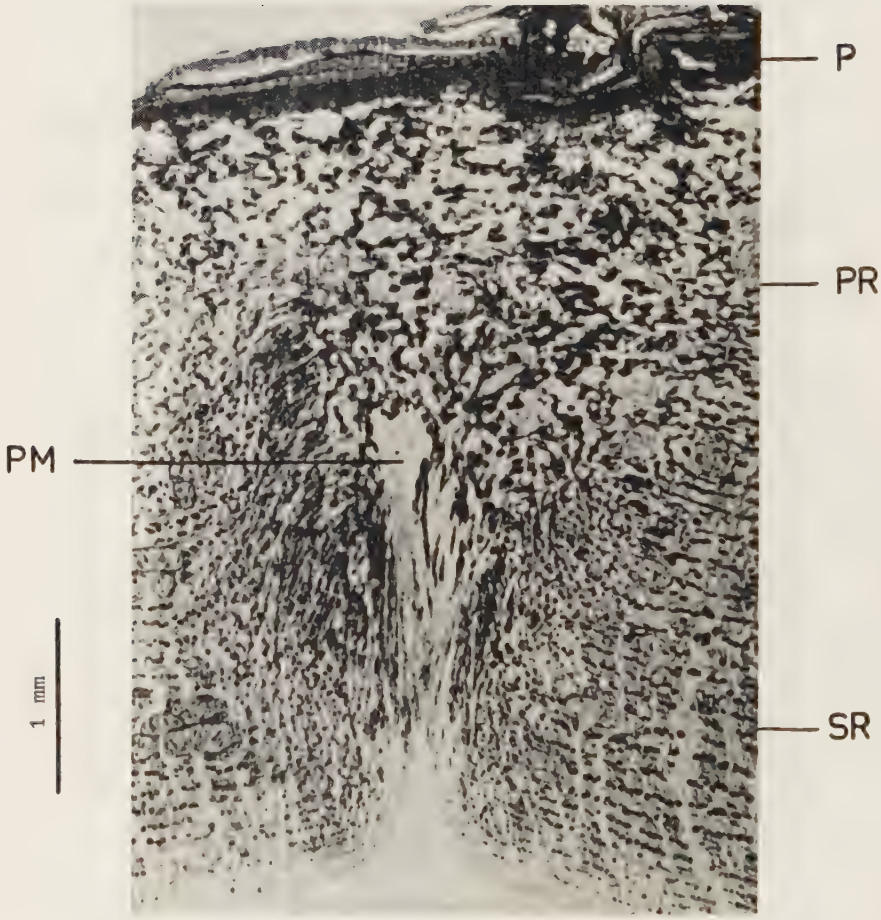


Abb. 28

Proventives Meristem (PM) aus ehemaliger Knospenbasis an ca. 30-jähriger Picea abies, in die Rinde eingewachsen. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

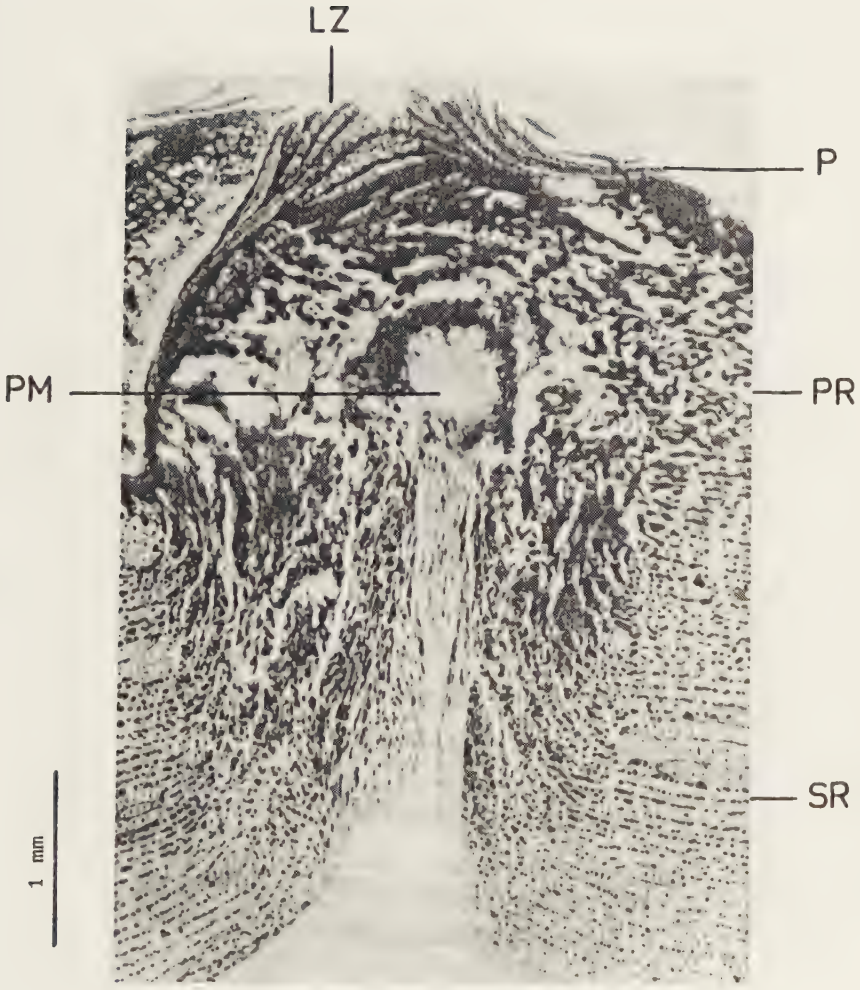


Abb. 29

Proventives Meristem (PM) mit deutlich ausgebildetem "Köpfchen" an ca. 40-jähriger Picea abies. Querschnitt. (P = Periderm, LZ = Lentizelle, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

Abb. 30
Proventives Meristem (PM) an ca. 40-jähriger Picea abies. In die Aussparung unter dem Meristem ragte ein keilförmiger Fortsatz des Holzkörpers des Stammes. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

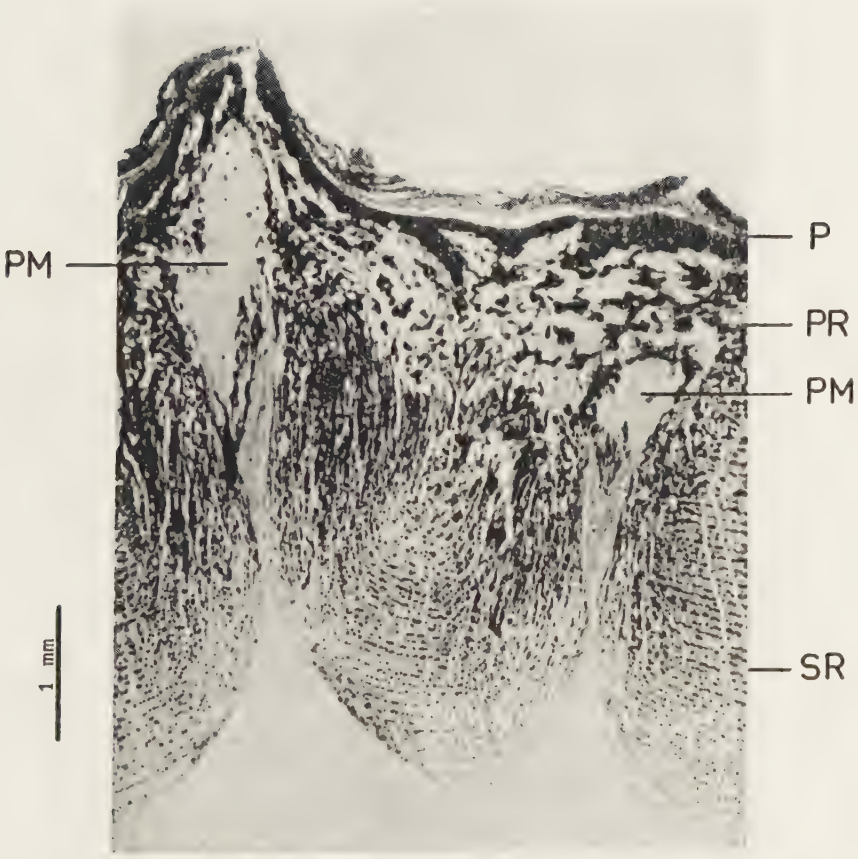


Abb. 31

Zwei proventive Meristeme (PM) an ca. 40-jähriger Picea abies. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

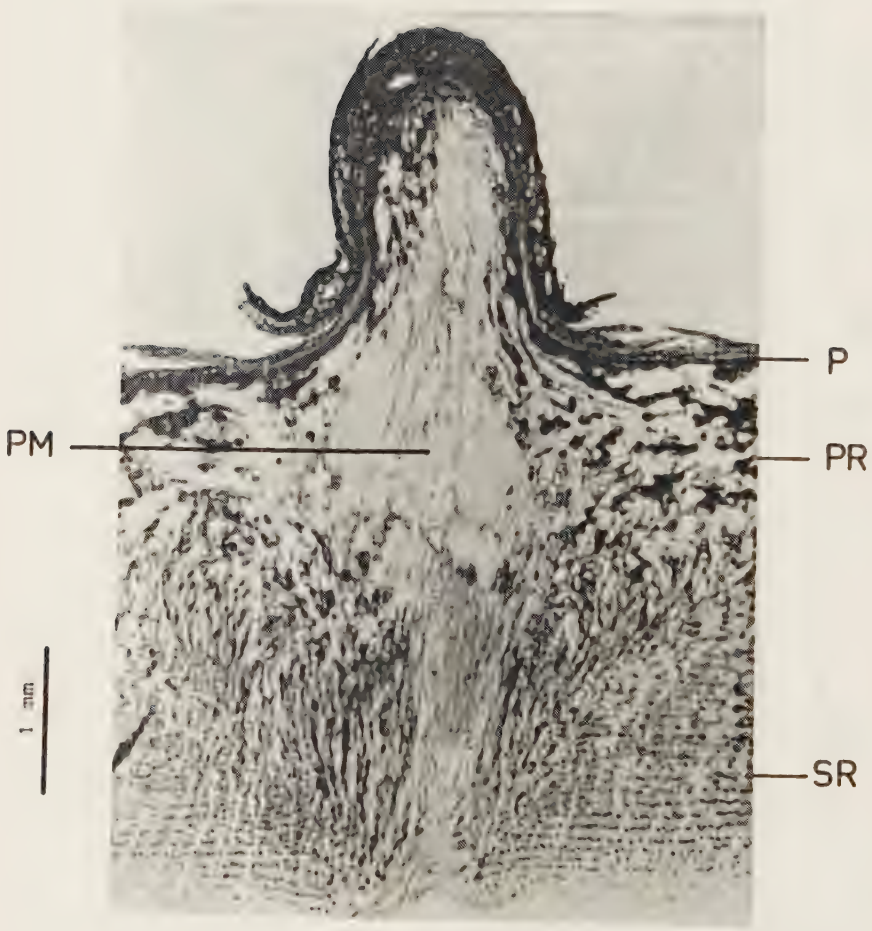


Abb. 32

Proventives Meristem (PM) an ca. 40-jähriger Picea abies, sich über die Rindenoberfläche erhebend. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

3.1.8. Larix decidua Mill. und L. kaempferi (Lamb.) Carr. (Abb. 33-42)

Im Vergleich zu den Verhältnissen bei Abies und Picea zeigt der Knospenbesatz junger Triebe von Larix von vorneherein ein anderes Erscheinungsbild. An den primären Langtrieben werden in sehr vielen Achseln der einjährigen Nadeln Knospen angelegt. Die Nadeln selbst überdauern ja jeweils nur eine Vegetationsperiode und fallen im Herbst ab. Die Knospen jedoch treiben im folgenden Frühjahr in der Regel alle aus und formen die für die Lärche so charakteristischen Kurztriebe. Diese Kurztriebe bilden an ihrer Spitze im Verlauf der Vegetationsperiode jeweils wieder eine Terminalknospe, der im darauffolgenden Jahr ein erneuter Kurztrieb entspringt. Dieser Vorgang kann sich 3-5 Jahre wiederholen. Da die Internodien der Kurztriebe jedoch sehr stark gestaucht sind, führt dieses Wachstum kaum zu einer wesentlichen Verlängerung des Triebes, so daß die aufeinanderfolgenden Knospen jeweils fast an der gleichen Stelle in unmittelbarer Nähe der Rindenoberfläche sitzen.

Abb. 33 zeigt einen Querschnitt durch einen solchen Kurztrieb bei einer 3-jährigen Lärche. Vom Mark des jungen Stämmchens aus zieht radial durch das Holz der Markstrang des Kurztriebes. Im Inneren durch großlumige Parenchymzellen ausgefüllt, verlaufen an seinen Rändern jeweils radial orientierte Tracheiden, die mit dem Holzkörper in Leitungsverbindung stehen und den Anschluß zum außen liegenden Kurztrieb herstellen. An der Spitze des Markstranges sitzt die Knospe mit meristematischer Basis, Vegetationskegel und Blattanlagen. Darum herum gruppieren sich nach außen die abgestorbenen Basisteile früherer Nadeln, die zugleich die Knospe etwas überdecken und damit schützen. Der Markstrang verlängert sich dabei jedes Jahr entsprechend dem Holzzuwachs und hält den Kurztrieb so außen in seiner Position.

Nach 3-5 Jahren ändert sich dieses Wuchsverhalten indes (Abb. 34, 36): Der Markstrang stellt sein Verlängerungswachstum ein, das neugebildete Holz "schiebt" die Rinde jedoch weiter nach außen, so daß die an der Spitze des Markstranges gelegene Knospe teilweise in die Rinde "hineingezogen" wird. Durch die dabei entstehenden Spannungen reißt die einsinkende Knospenbasis von der Knospenspitze mit den Blattanlagen ab; die dabei entstehende Lücke wird durch Parenchymzellen ausgefüllt. Schließlich wird der gesamte äußere Kurztriebteil mit der Knospenspitze durch ein Innenperiderm abgeschnürt, stirbt ab und verkorkt. Einige Teile des Knospenbasismeristems, insbesondere an den Flanken des Markstranges im Bereich der Spitzen der tracheidalen Zuleitungen,sinken indes im Verlauf des Einwachsens des Markstranges in die Rinde mit ein; zwischen ihnen und dem Innenperiderm bildet sich normales Rindenparenchym.

Diese Meristemreste formen nun eigenständige, undifferenzierte längliche Meristeme, die die Verbindung mit dem Mark und dem Stammholz auch weiterhin durch Differenzierung radial verlaufender Tracheiden an ihrer Basis aufrecht erhalten (Abb. 35, 36, 37). Diese Keime sitzen dabei an der Stammoberfläche durch diesen Zellverlauf geformten, kegelförmig nach außen gerichteten "Holzhöckern" auf. Da sich, wie bereits erwähnt, solche Meristeme bevorzugt an beiden Flanken, gelegentlich jedoch zusätzlich auch an verschiedenen Stellen in der Mitte des ursprünglichen Markstranges bilden, können am etwas älteren Stamm aus einem Kurztrieb mehrere, dicht nebeneinander liegende Keime entstehen (Abb. 35, 40). Zwischen diesen wird oberhalb des ursprünglichen Markstranges normal Holz und Phloem gebildet.

Diese, als proventive Bildungen anzusprechende Meristeme führen nun im weiteren ein selbständiges Eigenleben, ähnlich wie die besprochenen Meristeme der Fichte. Mit zuneh-

mendem Alter fällt auch der außen noch anhaftende verkorkte Rest des Kurztriebes ab, so daß der ursprüngliche Entstehungsort von außen nicht mehr zu erkennen ist (Abb. 38).

Der Keim verlängert sich nun mit dem Dickenwachstum der Rinde, allerdings nicht unbedingt proportional. Er kann dabei auf seiner ganzen Länge meristematisch bleiben (Abb. 41). Durch Ausdifferenzierung von Tracheiden kann er auch im basalen Teil verholzen, wobei nur die Spitze noch meristematisch bleibt (Abb. 39, 40). Inwieweit diese Zellen auch bei älteren Keimen noch eindeutig meristematischer Natur sind, läßt sich schwer sagen. Zwar erreichen sie häufig etwa die Größe umliegender ausdifferenzierter Zellen des Rindenparenchyms, doch zeichnen sie sich nach wie vor durch ihre Dünnwandigkeit, ihren Plasmareichtum und einen relativ großen Kern aus (vgl. Abb. 39-41).

Greift die Borkenbildung auf den Bereich eines solchen Keimes über, so kann der äußere Teil des Meristems abgeschnürt werden. Das jeweils letzte Innenperiderm biegt dabei jedoch immer an einer solchen Stelle leicht nach außen aus, so daß eine kleine "Kuppel" in der Borke entsteht. Darunter bildet der verbliebene Teil des Keims ein rundliches"Köpfchen", wobei die Zellen darin jedoch nur noch teilweise meristematischen Charakter tragen (Abb. 42). Besonders im Bereich unmittelbar unterhalb des Periderms differenzieren sie sich zu Parenchymzellen aus, während der basale Teil des "Köpfchens" meist nach wie vor meristematisch bleibt.

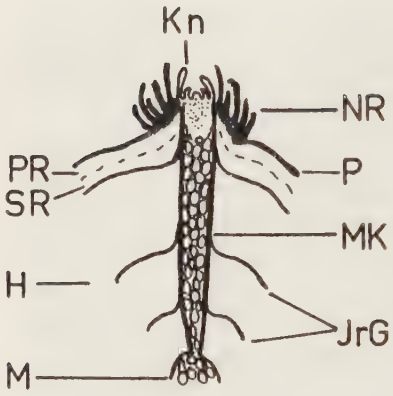
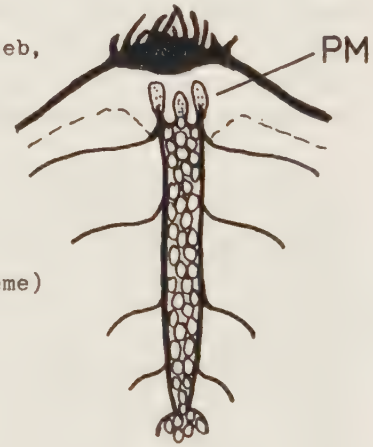


Abb. 33: Kurztrieb einer 3-jährigen Larix decidua (Winterzustand). Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, M = Mark des Stammes, MK = Mark des Kurztriebes, JrG = Jahrringgrenzen, Kn = Terminalknospe des Kurztriebes NR = abgestorbene Nadelreste)

Abb. 34: Derselbe Kurztrieb, 4-jährig. Querschnitt. Markstrang eingesunken, an seiner Spitze aus Resten der Basis der abgeschnürten Knospe Keimbildung (PM = Proventive Meristeme)



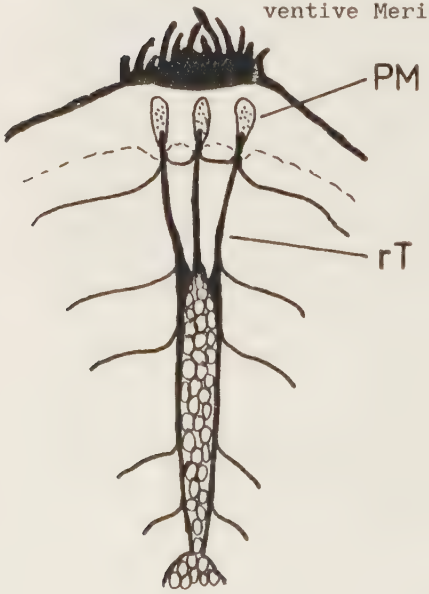


Abb. 35: Derselbe Kurztrieb, 5-jährig. Querschnitt. Die Keime haben sich unabhängig weiterentwickelt. (rT = radial verlaufende Tracheiden)

1 mm

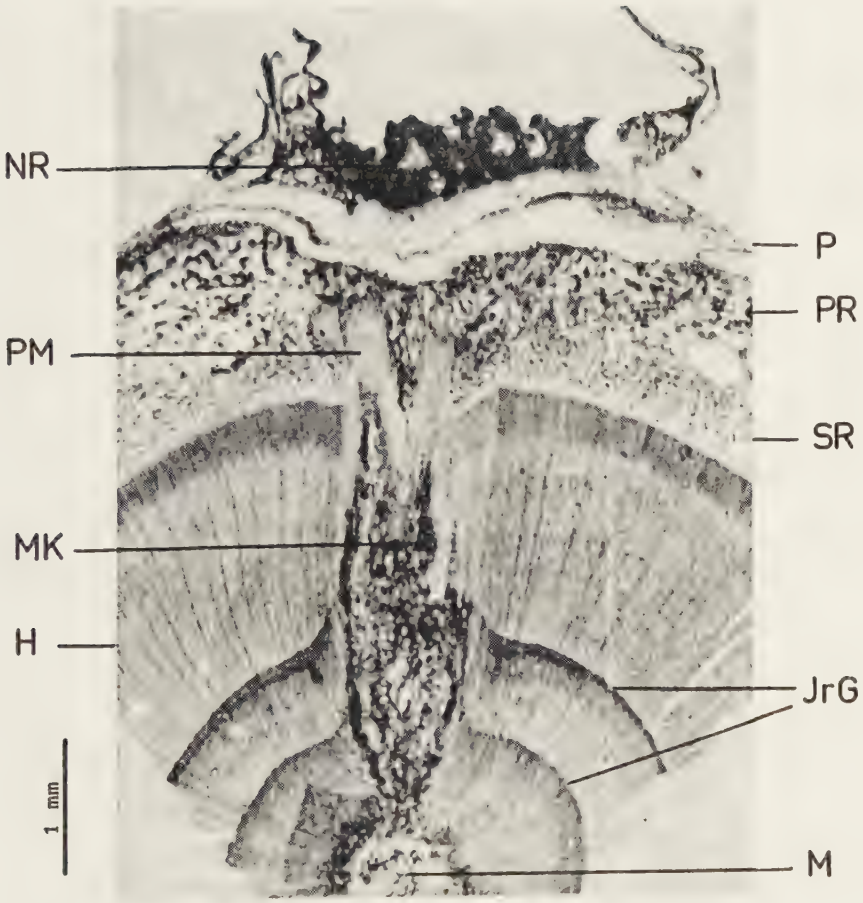


Abb. 36

Bildung eines proventiven Meristems (PM) bei 3-jähriger Larix decidua. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, JrG = Jahrringgrenze, M = Mark des Stammes, MK = Mark des Kurztriebes, NR = abgestorbene Nadel- und Knospenreste)

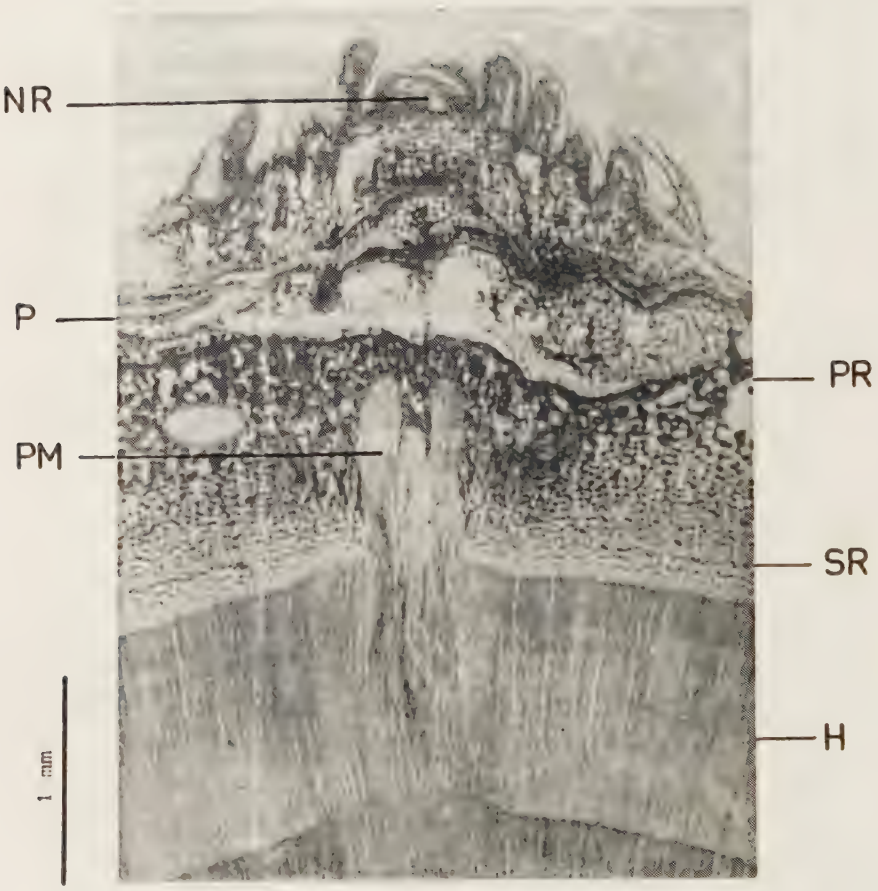


Abb. 37

Bildung proventiver Meristeme (PM) an 5-jähriger Larix decidua. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, NR = abgestorbene Nadel- und Knospenreste)

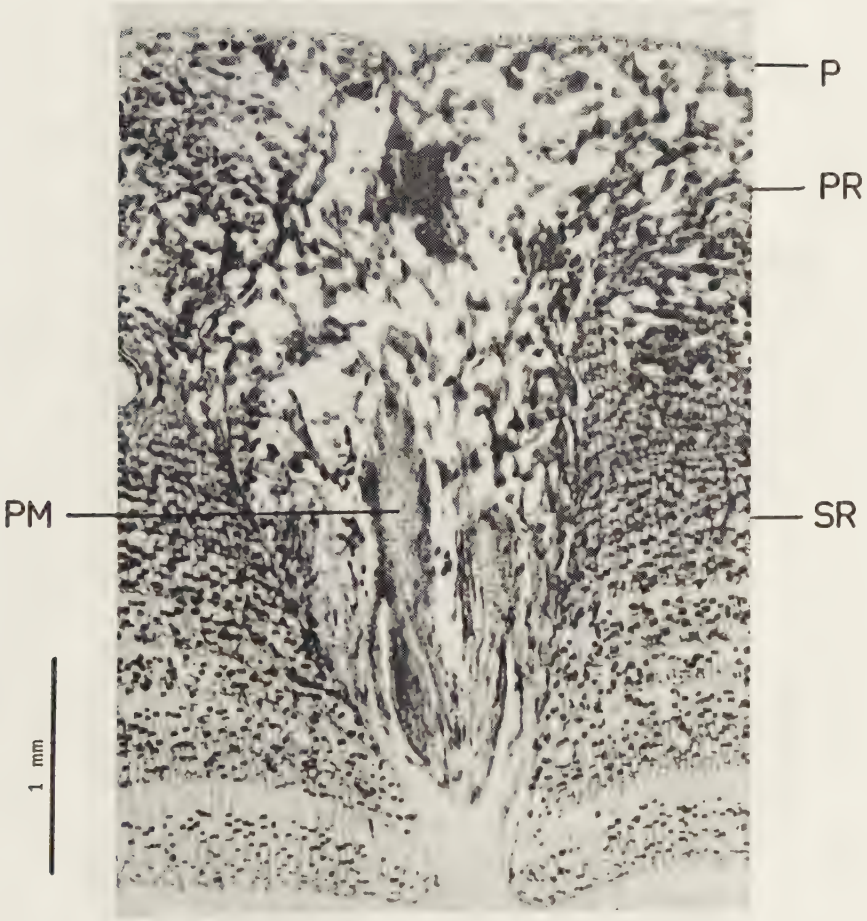


Abb. 38

Gegabeltes proventives Meristem (PM) an ca. 12- jähriger Larix decidua. Nadel- und Knospenreste bereits abgestoßen. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

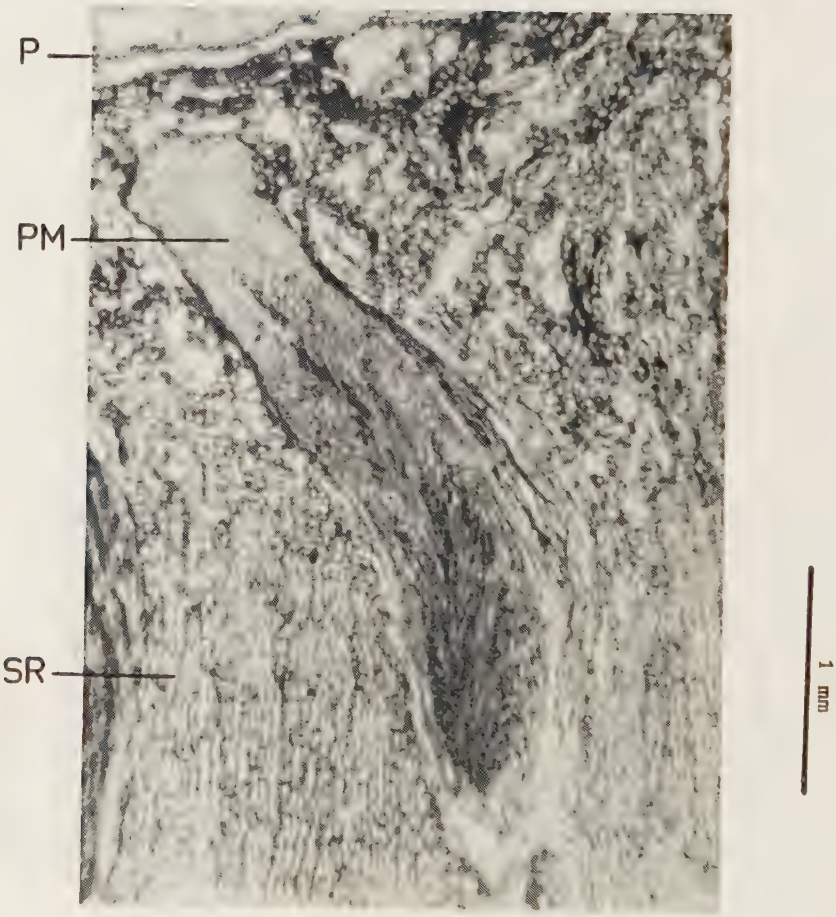


Abb. 39
Proventives Meristem (PM) an ca. 30-jähriger Larix decidua. Basis verholzt. Querschnitt. (P = Periderm, SR = Sekundäre Rinde).

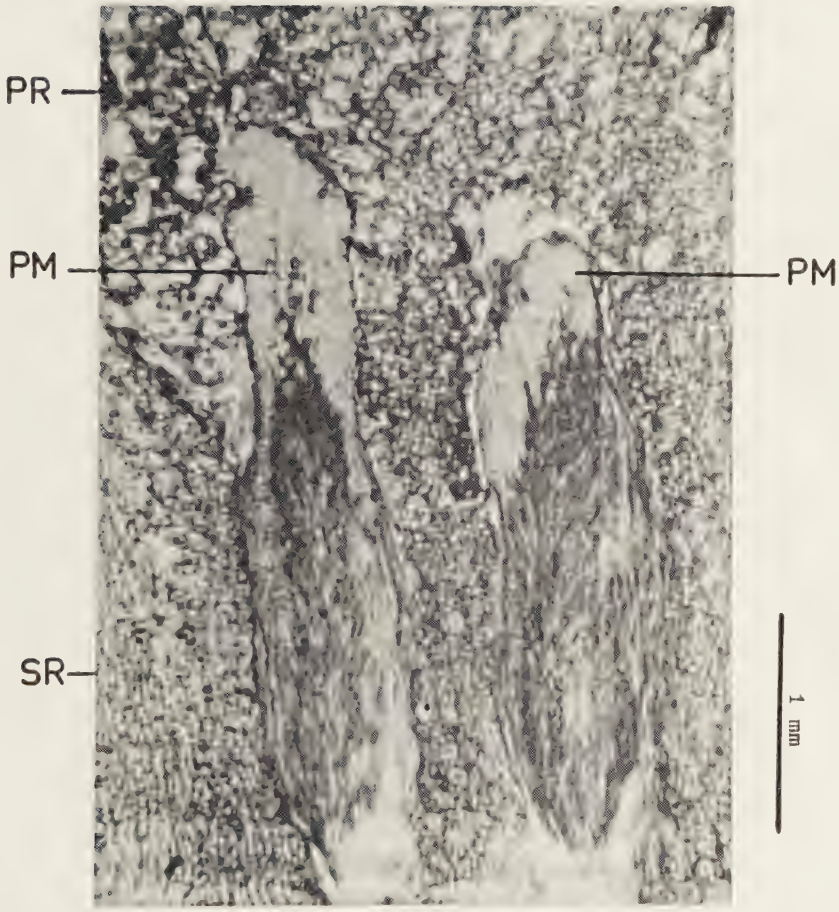


Abb. 40

Zwei proventive Meristeme (PM) an ca. 30-jähriger Larix decidua. Basis verholzt. Querschnitt (PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

Abb. 41

Proventives Meristem (PM) an ca. 40-jähriger Larix kaempferi. Auf der ganzen Länge meristematisch. Querschnitt (P = Periderm, SR = Sekundäre Rinde)

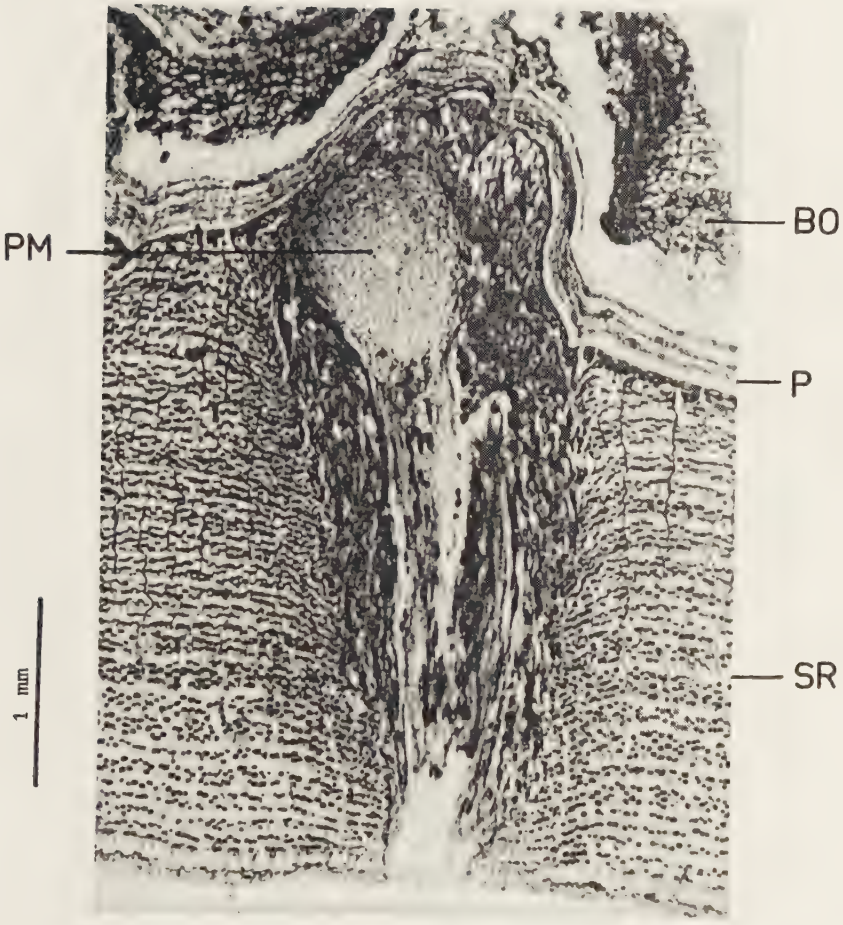


Abb. 42

Proventives Meristem (PM) an ca. 50-jähriger Larix kaempferi. Unter dem innersten Periderm der Borke ein rundliches "Köpfchen". Querschnitt. (P = Periderm, SR = Sekundäre Rinde, Bo = Borke)

3.2. Adventive Sproß- und Wurzelanlagen

3.2.1. Tilia platyphyllos Scop. (Abb. 43-49)

Insbesondere ältere Linden sind häufig mit knollenartigen Erhebungen im Stammbereich bedeckt, aus denen vielfach Wasserreiser entspringen. Im Gegensatz zu ähnlichen "Maserknollen"-Erscheinungen bei anderen Baumarten (z.B. Eichen), wo diese als deutlich sichtbare lokale Häufungen zahlreicher Proventivknospen entstehen, findet man bei den Linden zwar auch einige außen sitzende Knospen in diesen Bereichen, doch sind diese relativ seltener und zudem oft versteckt und wenig entwickelt.

Nach Entfernung der Rinde an einer solchen Stelle läßt sich indes an den zahlreichen Vertiefungen in der Innenseite der Rinde und den entsprechenden Erhebungen im Holzbereich erkennen, daß weitaus mehr Anlagen in der Rinde vorhanden sind, als dies von außen zu sehen ist.

Die Untersuchungen an Anfangsstadien der Entwicklung solcher Bildungen bei 20-50-jährigen Sommerlinden ergaben nun, daß den Ausgangspunkt fast immer eine deutlich sichtbare Proventivknospe im Stammbereich darstellte. Im mikroskopischen Schnitt zeigt sich, daß zu beiden Seiten der Knospenbasis in der Rinde das Phloem stark keilförmig zurückweicht (Abb. 43). Dadurch entsteht eine nach außen erweiterte breite Zone parenchymatischen Gewebes im Bast. Daneben fallen die sich nach außen hin ebenfalls stark vergrößernden primären Baststrahlen auf. Diese Erscheinungen sind durch ein starkes Dilatationswachstum des Parenchyms im Zuge der durch das Dickenwachstum nötig werdenden tangentiale Erweiterung des Rindengewebes bedingt und führen zu dem charakteristischen "flammenförmigen" Muster des Phloems bei Tilia.

In dieser Parenchymzone um die Basis einer Proventivknospe sowie in dem Parenchym der primären Rinde und der dila-

tierten primären Baststrahlen in unmittelbarer Nähe konnte nun die "in situ" Neuentstehung adventiver endogener Knospen beobachtet werden. Dabei beginnen sich zunächst einige kleine Gruppen von Parenchymzellen durch verstärkte Teilung zu Meristemen zurückzudifferenzieren (Abb. 44). Aus diesen zunächst unstrukturierten Meristemen formt sich bald ein Vegetationskegel, der von zunächst zwei ihn von den Seiten her überlappenden Blattanlagen bedeckt ist (Abb. 45). Aus den umgebenden Parenchymbereichen differenzieren sich anschließend noch weitere Blattanlagen, die durch eine einschichtige Dermatogen-Lage an ihrer Oberfläche gegen das umliegende Rindenparenchym abgegrenzt sind (Abb. 46). Schließlich bildet sich am apikalen Ende eine kleine Lücke im Rindenparenchym, so daß die Knospe inmitten der Rinde in einem kleinen Hohlraum gelegen ist (Abb. 47).

Die Leitungsverbindung zum Holz wird ebenfalls im Parenchymgewebe rückschreitend von der Knospenspitze ausdifferenziert. Teilweise erfolgt der Anschluß direkt im Kambialbereich, so daß im weiteren Wachstumsverlauf im Holz unterhalb der Knospe ein Strang aus radial verlaufenden Parenchymzellen und Gefäßen entsteht (Abb. 43). Der Anschluß kann jedoch auch an den Gefäßstrang der Proventivknospe erfolgen (Abb. 43). Da mit den Jahren in diesen Bereichen immer neue Adventivknospen differenziert werden, die ihrerseits wiederum an die Gefäßverbindungen bereits früher gebildeter Adventivknospen anschließen können, entsteht im Holz das Bild eines vom Mark ausgehenden, sich dann zahlreich verzweigenden "Knospenstammes". Nachdem die ursprüngliche Proventivknospe nach 20-40 Jahren meist abgestorben ist, so sind diese Verzweigungen allein auf die Bildung von Adventivknospen zurückzuführen. Trotz z.B. ähnlichen Bildes im Holz müssen solche endogenen Knospenanhäufungen daher deutlich von den durch rein exogene Vermehrung von Proventivknospen infolge der Bil-

dung von "Tochterknospen" hervorgegangen unterschieden werden.

Die endogenen Adventivknospen können sowohl im inneren Rindenbereich (Abb. 46, 48) als auch an der äußeren Peripherie dicht unter dem Periderm entstehen (Abb. 47, 49). Insbesondere letztere Knospen brechen mit der Zeit durch das Periderm an die Oberfläche und entwickeln sich nun exogen weiter.

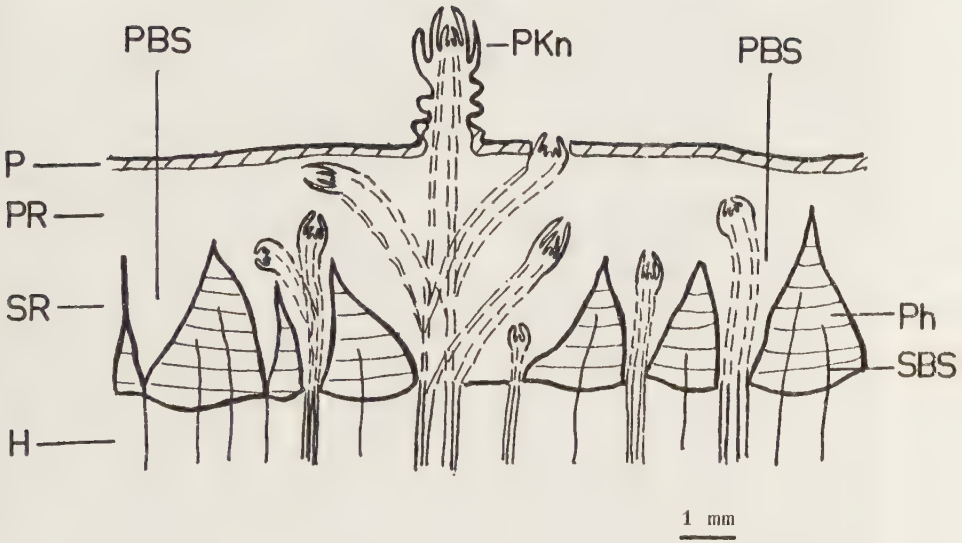


Abb. 43

Endogene Adventivknospen um eine Proventivknospe (PKn) an ca. 30-jähriger Tilia platyphyllos. Querschnitt (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, Ph = Phloem, H = Holz, PBS = Primärer Baststrahl, SBS = Sekundärer Baststrahl)

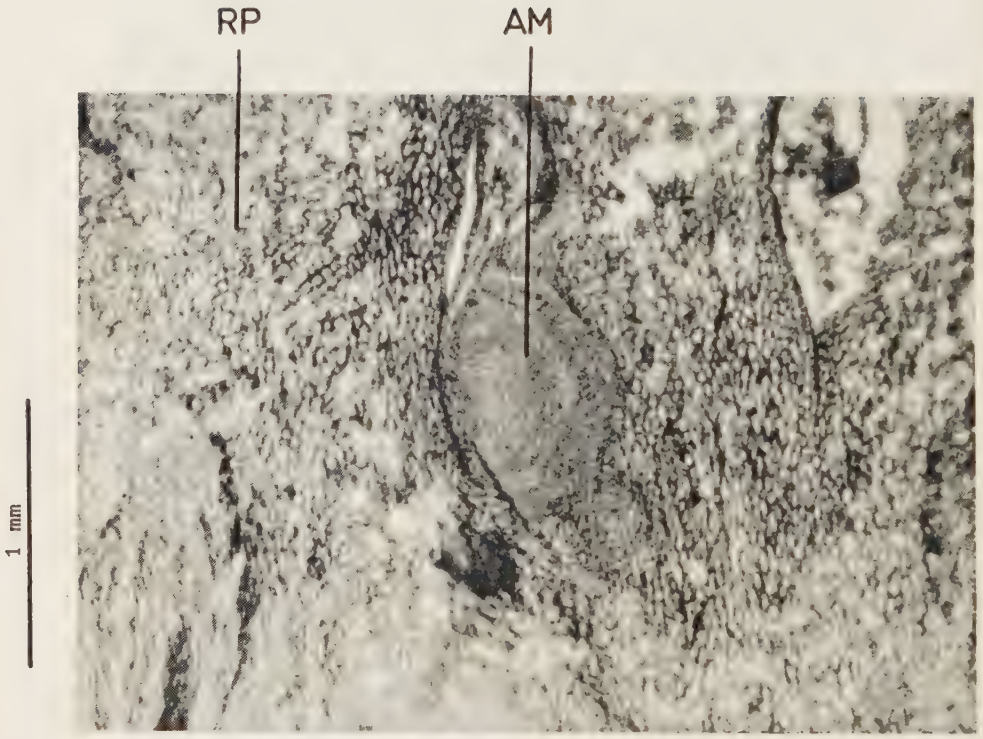


Abb. 44

Anfangsstadium der Differenzierung einer endogenen Adventivknospe an ca. 50-jähriger Tilia platyphyllos. Inmitten des Rindenparenchyms (RP) hat sich durch verstärkte Teilungstätigkeit ein kleinzelliges adventives Meristem (AM) gebildet. Querschnitt.

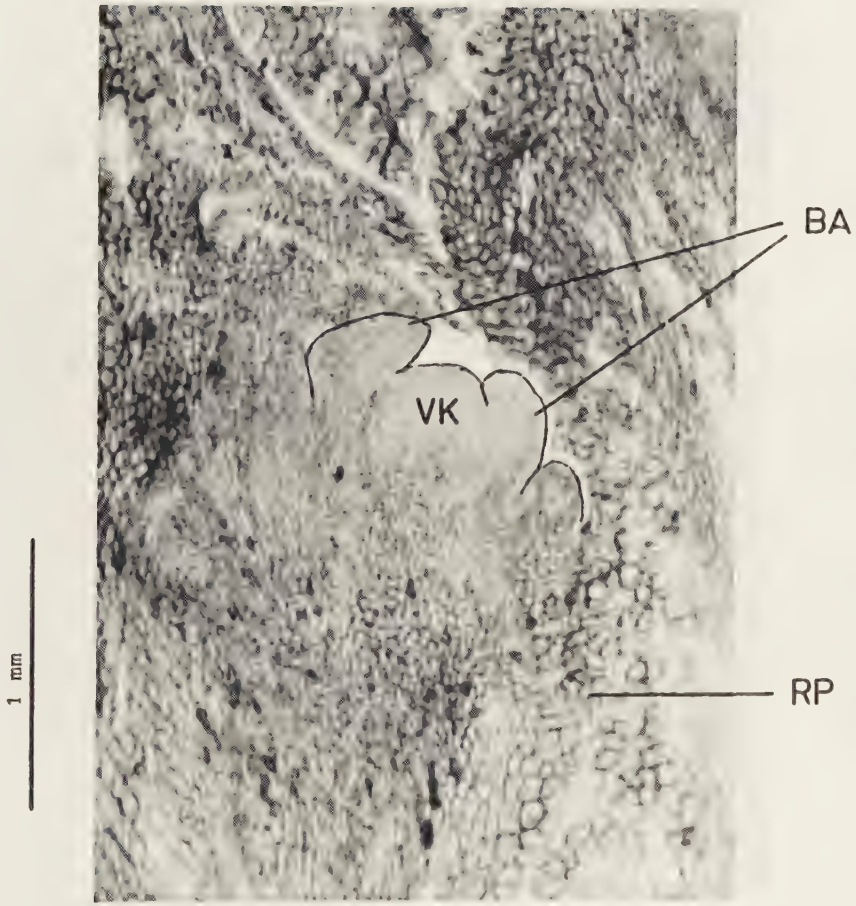


Abb. 45

Junge endogene Adventivknospe an ca. 50-jähriger Tilia platyphyllos. Deutlich erkennbar ist die Differenzierung in Vegetationskegel (VK) und erste Blattanlagen (BA). Querschnitt. (RP = Rindenparenchym)

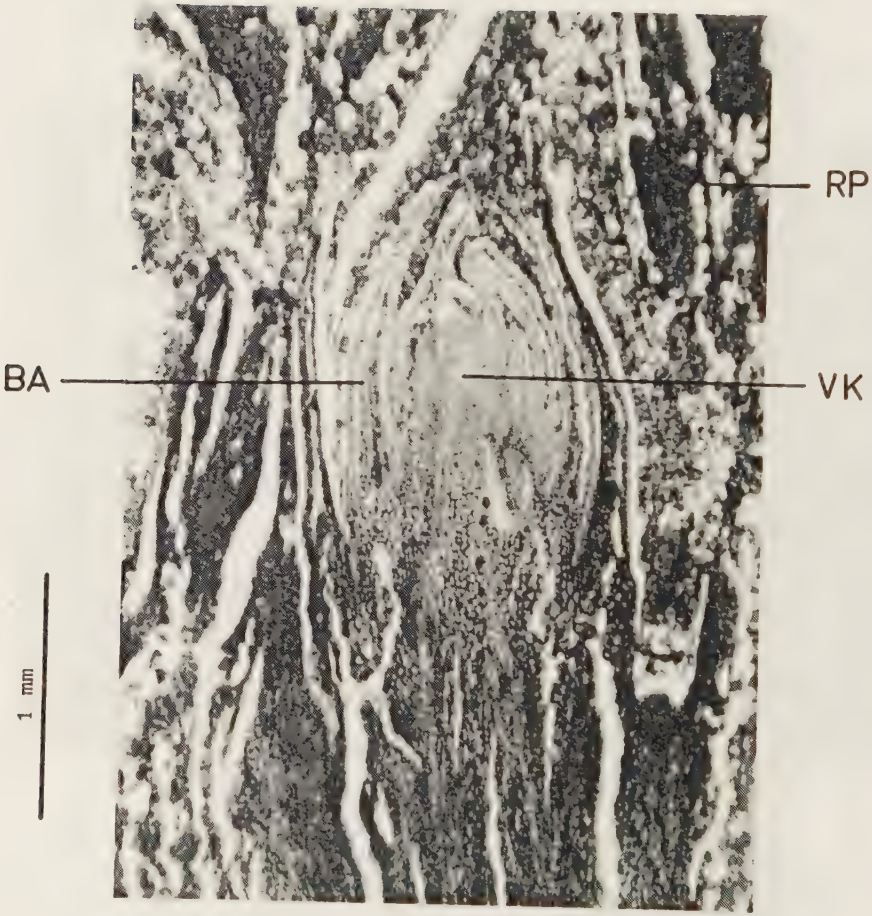


Abb. 46
Endogene Adventivknospe an ca. 30-jähriger Tilia platyphyllos. Querschnitt (VK = Vegetationskegel, BA = Blattanlagen, RP = Rindenparenchym)

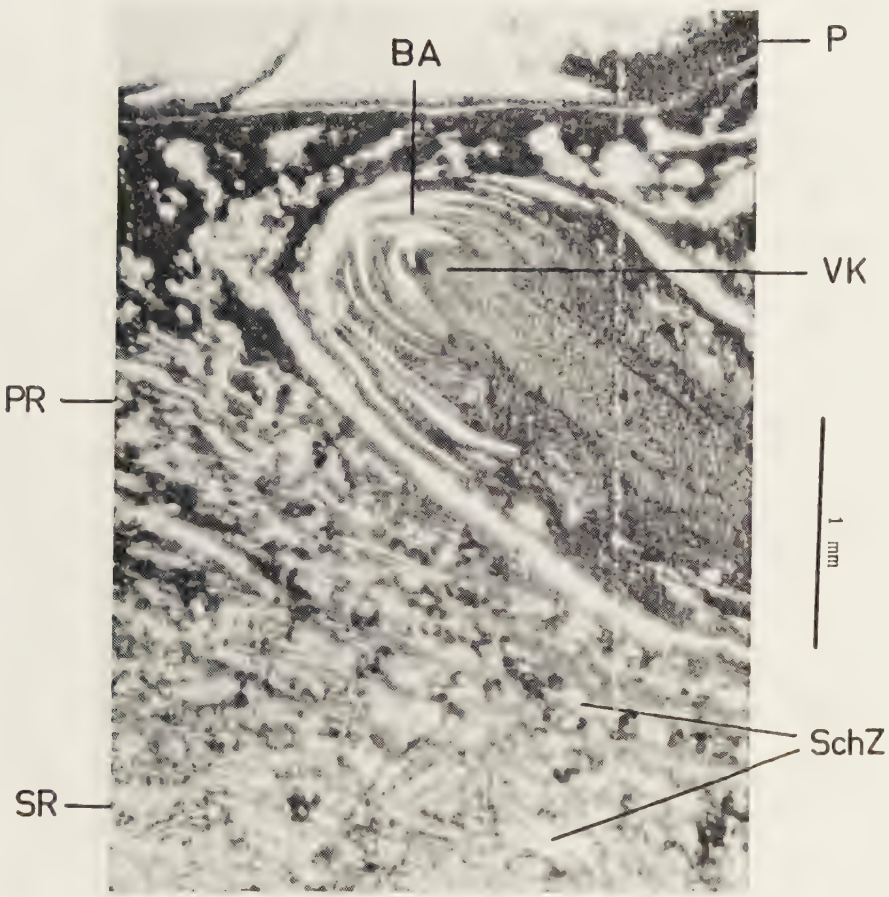


Abb. 47

Endogene Adventivknospe an ca. 40-jähriger Tilia platyphyllos. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, SchZ = Schleimzellen, VK = Vegetationskegel, BA = Blattanlagen)

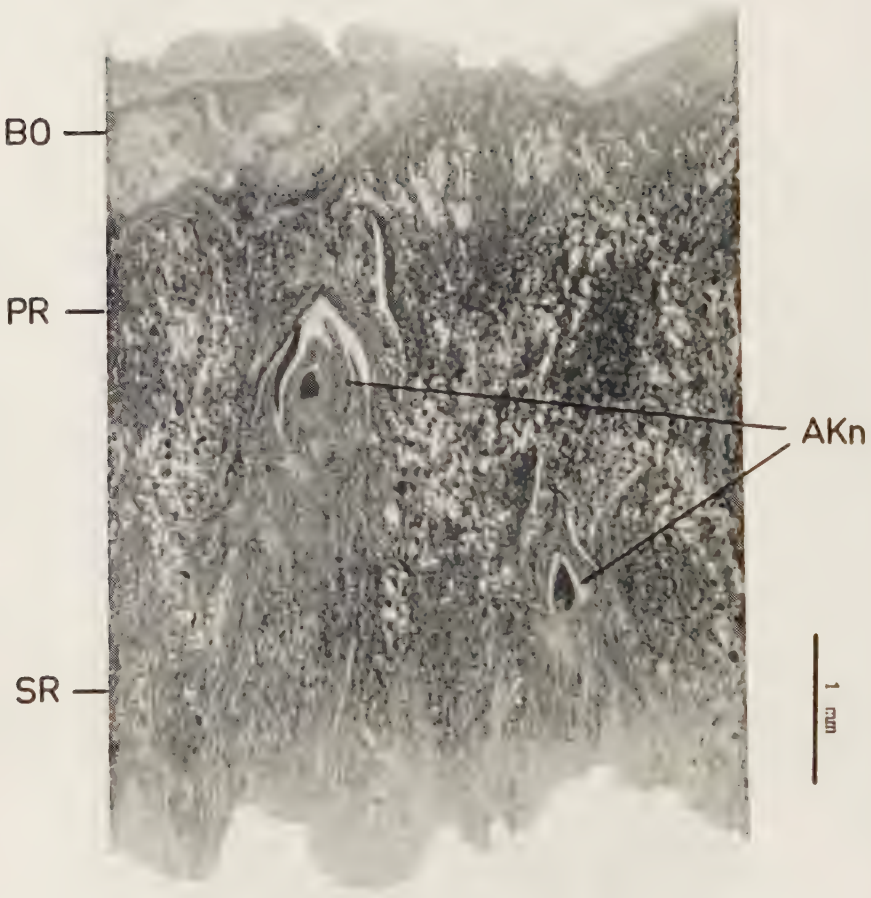


Abb. 48
Zwei endogene Adventivknospen (AKn) im inneren Rindenbereich einer ca. 30-jährigen Tilia platyphyllos. Querschnitt. (Bo = Borke, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

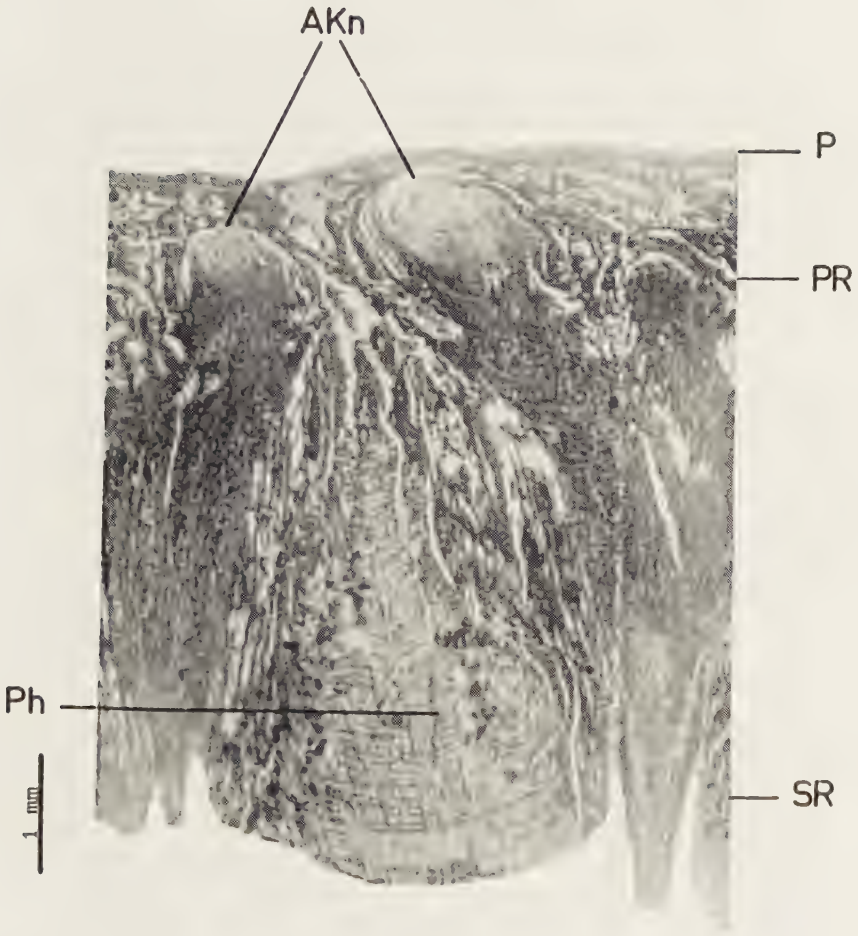


Abb. 49

Zwei endogene Adventivknospen (AKn) im äußeren Rindenbereich einer ca. 30-jährigen Tilia platyphyllos. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, Ph = Phloem)

3.2.2. Fraxinus excelsior L.
(Abb. 50-54)

An jungen Trieben der Esche konnten im Rindenbereich der Internodien einzelne sekundäre Meristemkomplexe gefunden werden, die durch lokal vermehrte radiale und transversale Zellteilungen des Kambiums im Bereich eines Strahles entstehen und sich bis in die primäre Rinde hinein wölben (Abb. 50). Im Holz des Stammes findet man unter einem solchen Meristem entsprechend einen plötzlich sich sehr stark erweiternden Holzstrahl (Abb. 51). Der Beginn der Dilatation dieses Strahles zeigt dabei den Entstehungszeitpunkt des Meristems an. An unterschiedlich alten Stämmen konnte auf diese Weise der Ursprung in verschiedenen Altersphasen, bevorzugt jedoch im Jugendstadium, nachgewiesen werden. Abb. 51 zeigt den frühesten beobachteten Fall einer Entstehung bereits innerhalb des zweiten Jahresringes. Daß die Meristemdifferenzierung jedoch auch an älteren Stämmen noch möglich ist, macht Abb. 52 deutlich. Hier hat sich vom Kambium aus ein regelrechter "Meristemkeil" in das Gewebe der sekundären Rinde hineingeschoben.

Im Hinblick auf das weitere Verhalten der früh angelegten Meristemzonen läßt sich aus den gefundenen Strukturen am älteren Stamm folgender Entwicklungsgang ableiten: Im Zuge des weiteren Dickenwachstums und der damit verbundenen Dilatation der Rinde wird das Meristem in tangentialer Richtung auseinandergezogen. So entsteht ein relativ breiter Bereich meristematischen Gewebes, der nach oben an die primäre Rinde stößt, während er an den Seiten keilförmig von dem angrenzenden Phloem umgeben ist. Eine Reihe der Meristemzellen differenzieren sich dabei nun zu isodiametrischen Parenchymzellen aus, die einen lückenloser Anschluß an das Parenchym der primären Rinde herstellen. Einzelne Bereiche zwischen diesem entstehenden Parenchymgewebe behalten indes ihre meristematische Struktur bei.

An ihrer Spitze beginnt im Rahmen verstärkter meristematischer Teilungsaktivität die Herausdifferenzierung eines Vegetationskegels und zweier primärer, diesen bedeckenden Blattanlagen (Abb. 53, 54). Gegen den zwischen ihnen sich bildenden schmalen Freiraum sind diese Strukturen durch eine einschichtige Dermatogen-Lage abgegrenzt.

Diese adventiven Strukturen sind, genau wie die Proventivknospen der Esche, von außen nicht sichtbar und können ebenfalls nur an den Einbuchtungen im inneren Rindenbereich erkannt werden. Von etwa 80 auf Grund dieses Erkennungsmerkmales an den Stämmen älterer Eschen entnommenen Gewebeproben erwies sich der weitaus größte Teil als proventive Bildungen. Nur in etwa 20 % der Fälle konnten die eben beschriebenen adventiven Strukturen beobachtet werden, wobei jeweils mehrere endogene Knospen zusammen auftraten. Abb. 53 stellt einen Fall dar, in dem die gleichzeitige Entstehung von sechs solcher Knospenansätze festgestellt wurde. Eine siebte Anlage hatte dabei offensichtlich die Verbindung zum Holzkörper verloren und ist daraufhin verholzt.

Daß es sich bei diesem endogenen "Knospenfeld" tatsächlich um das Dilatationsprodukt einer wie in Abb. 50 dargestellten früh gebildeten Anlage handelt und nicht um eine erst später entstandene wie in Abb. 52 oder gar um eine Differenzierung innerhalb normalen Bastgewebes, ist daran zu erkennen, daß im ganzen Bereich dieses "Feldes" weder in den äußeren noch in den inneren Zonen irgendwelche Siebröhren oder Steinzellen auftreten. Zudem ist die Breite dieses Bereiches zu groß für die Annahme einer Entstehung in einer relativ spät aufgetretenen Dilatationszone.

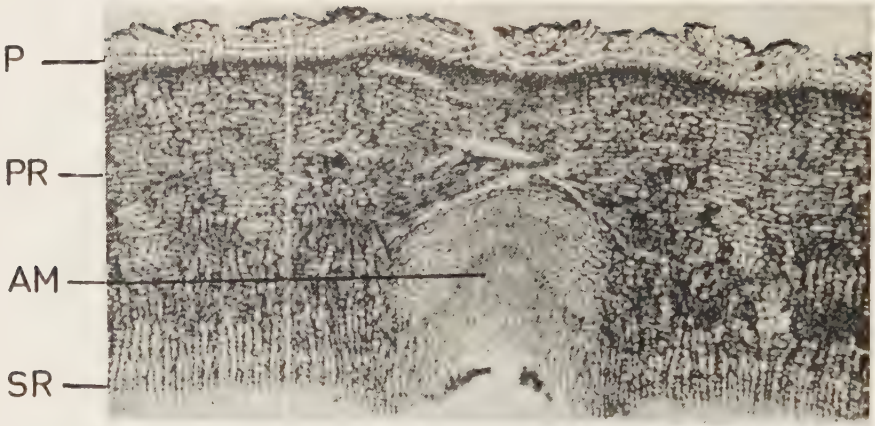


Abb. 50: Adventiv entstandenes Meristem (AM) im Rindenbereich einer 4-jährigen Fraxinus excelsior. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

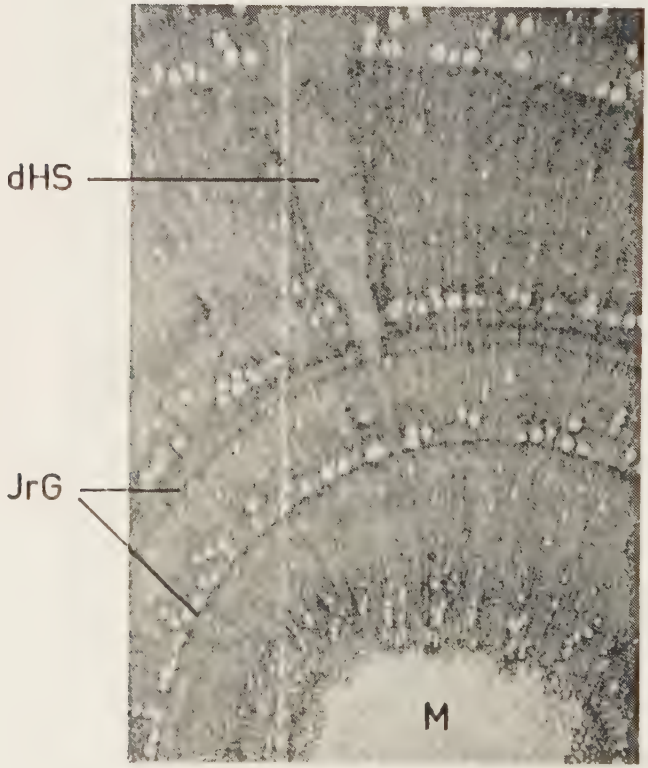


Abb. 51: Stark dilatierender Holzstrahl im Holzteil (dHS), dem das obige Meristem außen aufsitzt. Querschnitt (JrG = Jahrringgrenzen, M = Mark)

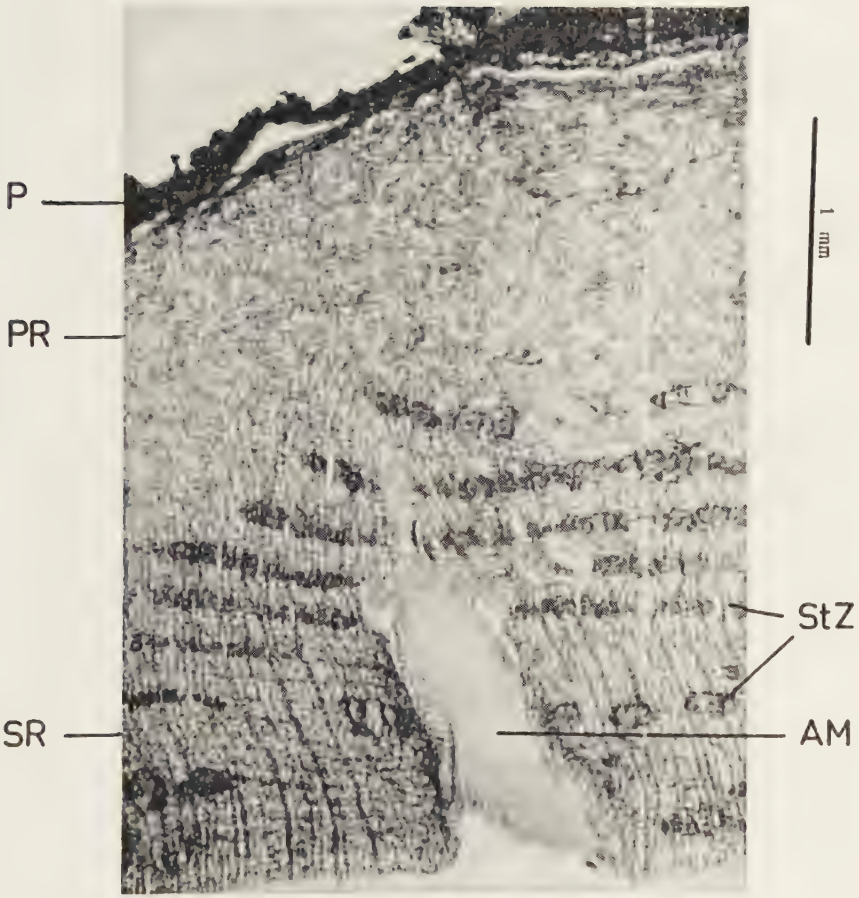


Abb. 52

Adventives Meristem (AM) an ca. 40-jähriger Fraxinus excelsior. Aus dem Kambium entstanden, schiebt es sich keilförmig in die sekundäre Rinde. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, StZ = Steinzellen)

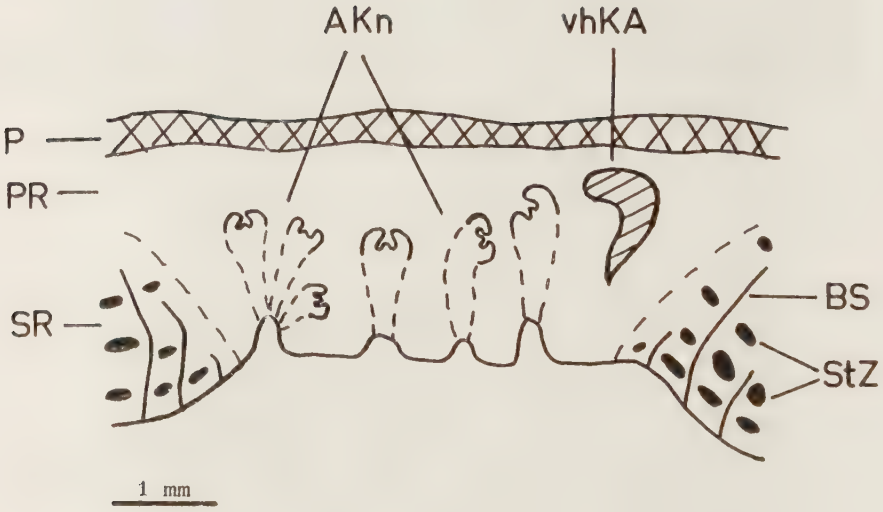


Abb. 53

"Feld" mit adventiven endogenen Knospen in der Rinde von ca. 40-jähriger Fraxinus excelsior. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, StZ = Steinzellen, BS = Baststrahl, AKn = Adventivknospen, VhKA = Verholzte Knospenanlage)

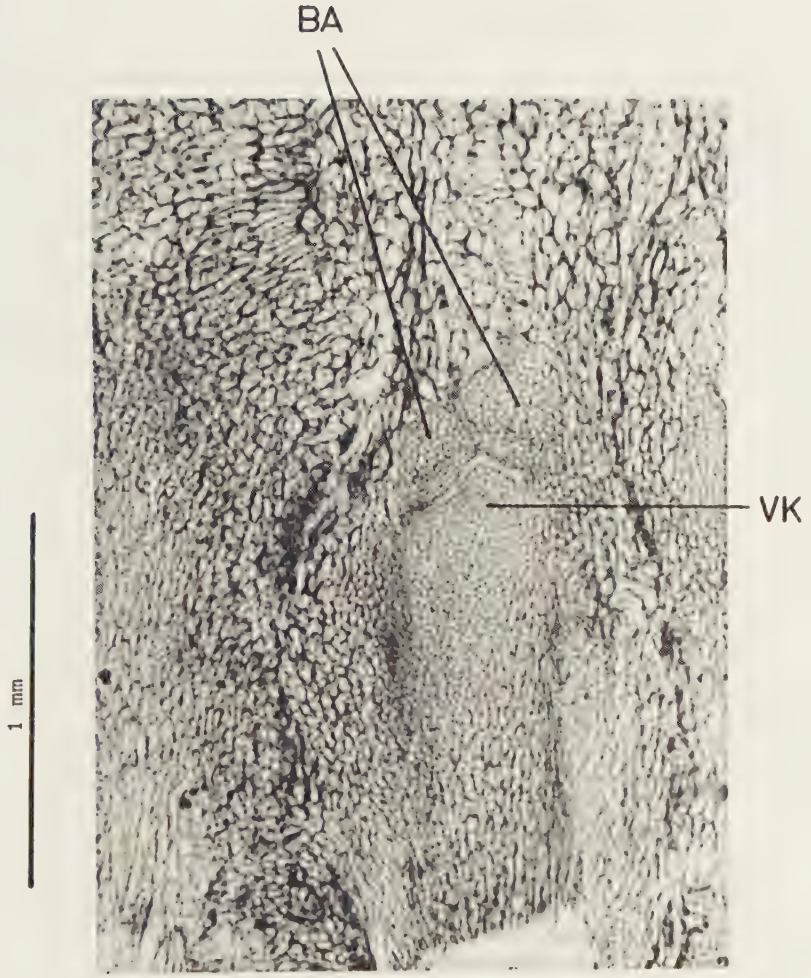


Abb. 54

Adventive endogene Knospe an ca. 40-jähriger Fraxinus excelsior (dritte von rechts in Abb. 53) (BA = Blattanlagen, VK = Vegetationskegel)

3.2.3. Populus trichocarpa Hook (Abb. 55, 56)

Untersucht wurde hier ein 19-jähriger Baum des Klons "Senior" mit starker Wasserreiserbildung im unteren Stammbereich.

Nach Entfernung der Rinde zeigten sich auf der Stammoberfläche zahlreiche "Holzhöcker", an deren Spitze im Rindenbereich die für die Pappel so charakteristischen "Wurzelkeime" sitzen. Diese Keime werden zum Teil schon am jungen Trieb angelegt, doch bilden sich auch in den späteren Jahren am älteren Stamm immer wieder neue Meristeme.

Eine solche Neuentstehung am älteren Stamm ist in Abb. 55 schematisch dargestellt: An bestimmten Stellen, bevorzugt unterhalb von Borkenrissen, bildet das Kambium durch vermehrte tangentiale Teilung und zugleich einsetzende Längsunterteilung der Initialen einen kleinzelligen Meristembereich. Diese Bildungen beginnen in den kambiumnahen Teilen mehrerer Baststrahlen. Die entsprechenden Holzstrahlen verändern sich dergestalt, daß unterhalb des neugebildeten Meristems aus den normalerweise einschichtigen Strahlen zunächst zwei- bis vierschichtige werden. Auf diese Weise ist der Zeitpunkt der Entstehung an älteren Keimen im Holz genau zurückzuverfolgen zu der Stelle, an der die Mehrschichtigkeit beginnt.

Unterhalb eines solchen adventiven Meristems ist der Holzzuwachs deutlich gesteigert, so daß der Keim einem von Jahr zu Jahr weiter in die Rinde ragenden Holzkeil aufsitzt. Auf diese Weise wird der Keim im Verlauf des Dickenwachstums der Rinde an seinem Platz gehalten.

Die unterliegenden Holzstrahlen werden im Laufe der Zeit immer zahlreicher und verschmelzen schließlich zu einem gemeinsamen Strang, der teilweise verholzt.

Auf der Stammoberfläche der untersuchten Pappel konnten verschiedene Entwicklungsstadien solcher Keime beobachtet

werden. Neben jungen, gerade im Entstehen begriffenen Meristemen zeigten sich zahlreiche ältere, schon weit in die Rinde hineinragende.

Bei den anatomischen Schnitten durch die den "Holzhöckern" im Rindenbereich aufsitzenden Strukturen wurden nun in einigen Fällen an Stelle der oben beschriebenen undifferenzierten Meristeme, kleine, völlig von Rindengewebe umschlossene, endogene Knospen gefunden werden (Abb. 56). Dabei zeigte sich ein deutlicher Vegetationskegel von mehreren jungen Blattanlagen umgeben. Diese Blattanlagen sind an der Oberfläche durch eine einschichtige Dermatogen-Lage bedeckt und ragen in einen kleinen, von ihnen umschlossenen Hohlraum hinein. In einem Fall konnte in der Achsel einer solchen Blattanlage sogar die Neuentstehung einer "Tochterknospe" beobachtet werden.

Bei diesen endogenen Knospen handelt es sich nun eindeutig nicht um eingewachsene Proventivknospen, sondern um unterhalb der Borke im Rindengewebe entstandene adventive Strukturen. Da sie den gleichen "Holzhöckern" wie die "Wurzelkeime" aufsitzen, erscheint es naheliegend, eine Entstehung aus diesen undifferenzierten adventiven Meristemen anzunehmen. Ein eindeutiges Zwischenstadium eines solchen postulierten Differenzierungsvorganges konnte indes bislang noch nicht aufgefunden werden.

Rückverfolgung von ausgetriebenen Wasserreisern im Holz zeigte, daß die meisten aus Proventivknospen abstammen, welche an den Pappeln als kollaterale Beiknospen rechts und links unterhalb der Seitenzweige am Stamm sitzen und zunächst "schlafend" bleiben. In mehreren Fällen erwies sich indes ein Ursprung aus den beschriebenen endogenen Knospen im Rindenbereich wahrscheinlich.

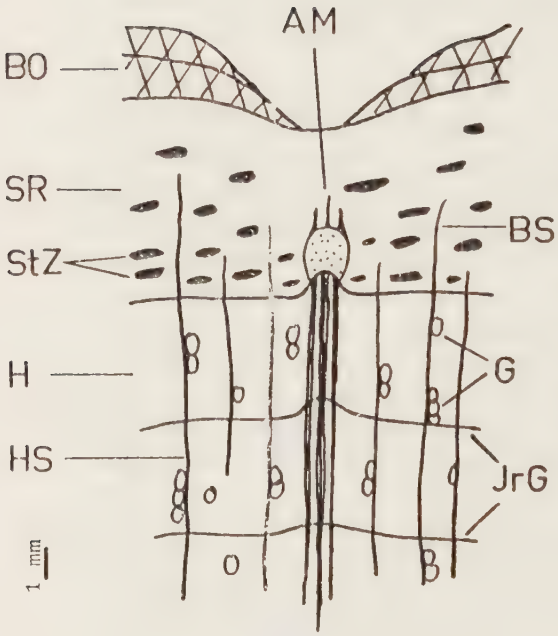


Abb. 55: Neu entstandener "Wurzelkeim" an 19-jähriger Populus trichocarpa. Querschnitt. (BO = Borke, SR = Sekundäre Rinde, StZ = Steinzellen, BS = Baststrahlen, HS = Holzstrahlen, H = Holz, Gefäße, JrG = Jahrringgrenze, AM = adventives Meristem)

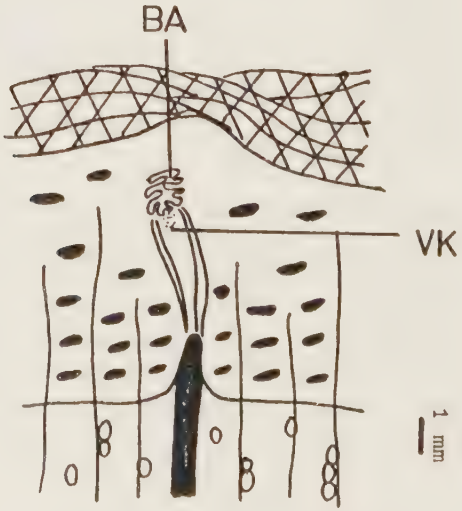


Abb. 56: Endogene Knospe an 19-jähriger Populus trichocarpa. Querschnitt. (VK = Vegetationskegel, BA = Blattanlagen)

3.2.4. Salix alba L.
(Abb. 57, 58)

Entfernt man die Rinde am Stamm von Salix alba, so zeigen sich auf der Holzoberfläche einzelstehende, unregelmäßig verteilte "Holzhöcker", denen die eingewachsenen Proventivknospen in der Rinde aufsitzen. Daneben treten jedoch noch zahlreiche, in vertikalen Reihen von bis zu 10 oder 12 dicht untereinander angeordnete "Holzhöcker" auf. Diese führen im Rindenbereich zu adventiven Meristemen ("Wurzelkeimen") (Abb. 57, 58). Ähnlich wie bei der Pappel bilden auch diese sich in verschiedenen Altersstadien des Baumes jeweils neu aus dem Kambiumbereich von Strahlen. Diese Strahlen werden dabei unterhalb des Keimes im Holz zunächst mehrschichtig und verholzen schließlich.

Oft werden nicht alle Keime einer Reihe zugleich initiiert, sondern nacheinander. Dies ist später an den leicht verschiedenen Entwicklungsstadien der einzelnen Meristeme einer Reihe zu erkennen.
Die Meristeme zeigen nach ihrer Entstehung schon eine deutliche Strukturierung: Im basalen Teil sind die Zellen in radialer Richtung langgestreckt, während sie im apikalen Teil eine halbrunde "haubenförmige" Anordnung aufweisen (Abb. 57, 58). Nachdem ein Meristem sich nach seiner Initiierung zunächst etwas in die vorhandene Rinde hineingeschoben hat, bildet sich unter ihm durch verstärkten Holzzuwachs einer der schon erwähnten "Holzhöcker", der den Keim im Verlauf des Dickenwachstums der Rinde in seiner Position hält. Die zum Stamm gerichteten Enden der apikalen "Haube" sondern während dieses Wachstums nach innen Zellen ab, die parenchymatisch werden und im angrenzenden Rindenbereich die basalen Teile der einzelnen Keime umgeben.
Im Laufe der späteren Entwicklung können die äußersten Schichten der meristematischen "Haube" ebenfalls parenchymatisch werden und z.T. verkorken. In Abb. 58 hebt

sich die helle Meristemzone sehr deutlich von der dunkel gefärbten parenchymatischen Zone ab.

Bei einsetzender Borkenbildung biegen die Innenperiderme gegenüber den Keimen nach außen um, so daß diese zunächst in einer Borkeneinbuchtung liegen. Schließlich kann aber auch ein Keim durch die Borkenbildung mit ergriffen und nach außen abgeschnürt werden.

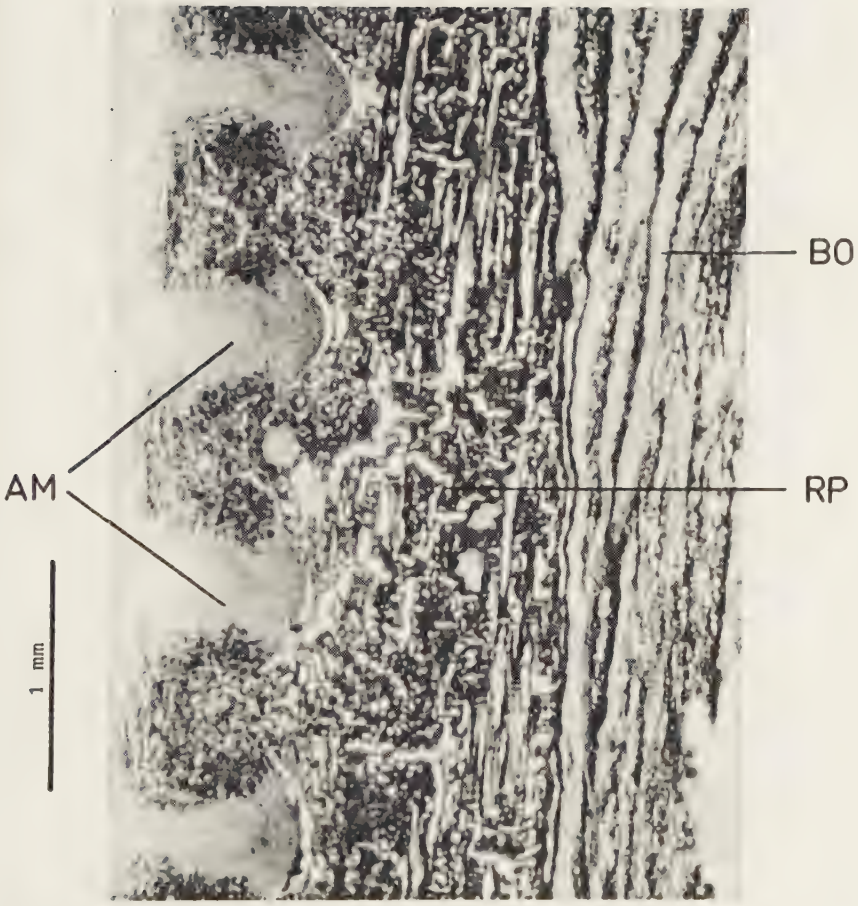


Abb. 57

In vertikaler Reihe angeordnete adventive Meristeme (AM) (Wurzelkeime) an ca. 30-jähriger Salix alba. Radialschnitt. (BO = Borke, RP = Rindenparenchym)

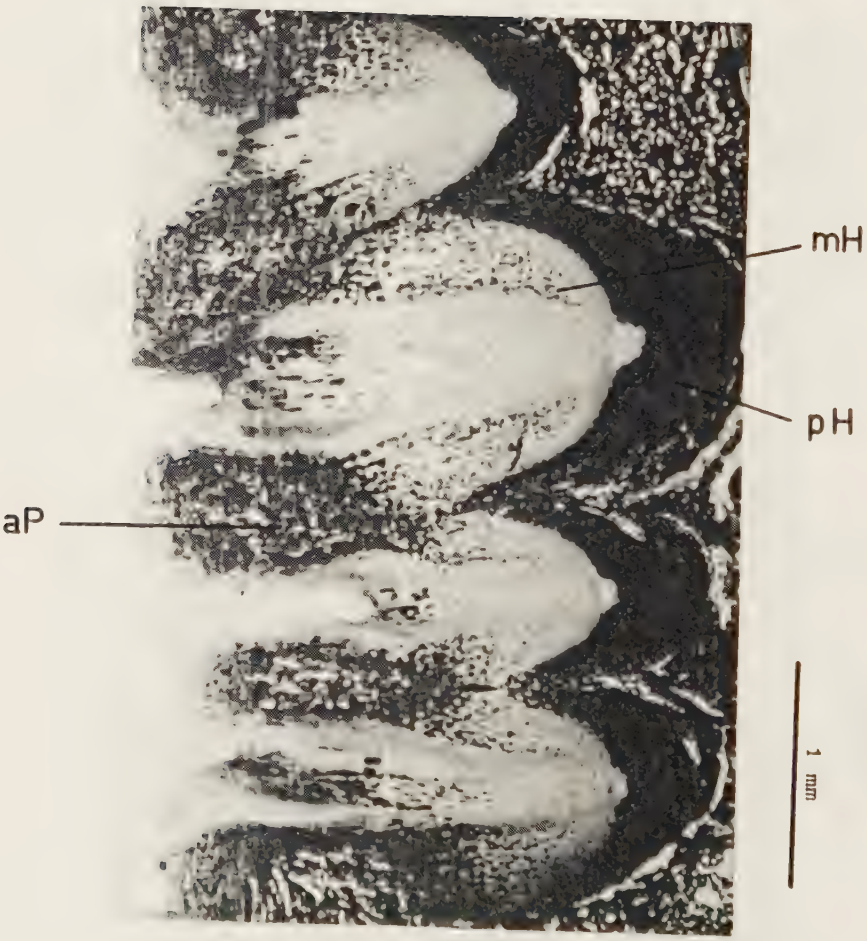


Abb. 58

In vertikaler Reihe angeordnete adventive Meristeme (Wurzelkeime) an ca. 40-jähriger Salix alba. Radialschnitt. (mH = meristematische "Haube", pH = parenchymatischer Teil der "Haube", aP = von "Haube" nach innen abgeschiedene Parenchymzellen)

3.2.5. Ulmus carpinifolia Gled. (Abb. 59, 60)

Es wurden zwei ca. 50-jährige Bäume untersucht, die stark am Ulmensterben litten. Bei schon abgestorbener Krone waren im unteren Stammbereich zahlreiche Wasserreiser ausgetrieben. Der größte Teil dieser Sprosse konnte dabei auf eine Entstehung aus eingewachsenen Proventivknospen zurückgeführt werden.

Neben diesen austreibenden Proventivknospen zeigten sich nach der Entfernung der Rinde am Stamm die Ansätze adventiver Strukturen in verschiedenen Entwicklungsstadien. In der Rinde konnten entsprechende Meristeme gefunden werden (Abb. 59). Der Entstehung solcher "Keime" geht dabei eine starke Dilatation eines Strahles auf die mehrfache Breite im Holz- und Rindenbereich voraus (vgl. Abb. 59, 60). Innerhalb dieses verbreiterten Strahles differenziert sich dann aus der Kambialzone bzw. den jüngsten vom Kambium abgesonderten Parenchymzellen des Baststrahles ein adventives Meristem heraus. Dies vergrößert sich durch gesteigerte Zellteilung und schiebt sich in den verbreiterten Teil des Baststrahles hinauf (Abb. 59). Im unteren Bereich besitzt der Keim dabei eine zentrale Zone mit längsgestreckten parenchymatischen Zellen, die aus dem Holzstrahl in das Meristem hineinragen. Im verbreiterten Holzstrahl selbst findet man neben der vermehrten Anzahl von Parenchymzellen auch radial gestreckte verholzte Zellen. Aus dem umliegenden Holzgewebe biegen Tracheiden und Holzfasern in den Strahl ein.

Im weiteren Verlauf bildet sich durch verstärktes Wachstum des Holzstrahles unter dem Meristem ein Holzkeil, der das Meristem durch die Rinde nach außen "schiebt", wobei diese zerrissen wird. Unter den Bedingungen an den untersuchten erkrankten Bäumen kann dieser Vorgang offensichtlich relativ schnell vor sich gehen. Auf seinem "Weg" nach außen sondert das Meristem dabei an seinen Flanken

Zellen ab, die sich zu Parenchymzellen ausdifferenzieren und schließlich nekrotisch werden. Auf diese Weise schafft sich der Keim gewissermaßen eine eigene "Scheide" für das Wachstum nach außen.

An den untersuchten Bäumen konnten Entwicklungsstadien solcher Meristeme bis zum Erreichen der äußeren Region der lebenden Rinde beobachtet werden. Das Stadium des Durchbrechens und einer Wurzel- oder Knospendifferenzierung konnte bislang nicht aufgefunden werden. Zumindest in zwei Fällen konnten jedoch junge, schwache Wasserreiser im Holz eindeutig auf einen Ursprung aus entsprechenden dilatierten Holzstrahlen zurückverfolgt werden, so daß eine Sproßbildung aus diesen Keimen als mögliche Weiterentwicklung angenommen werden kann.

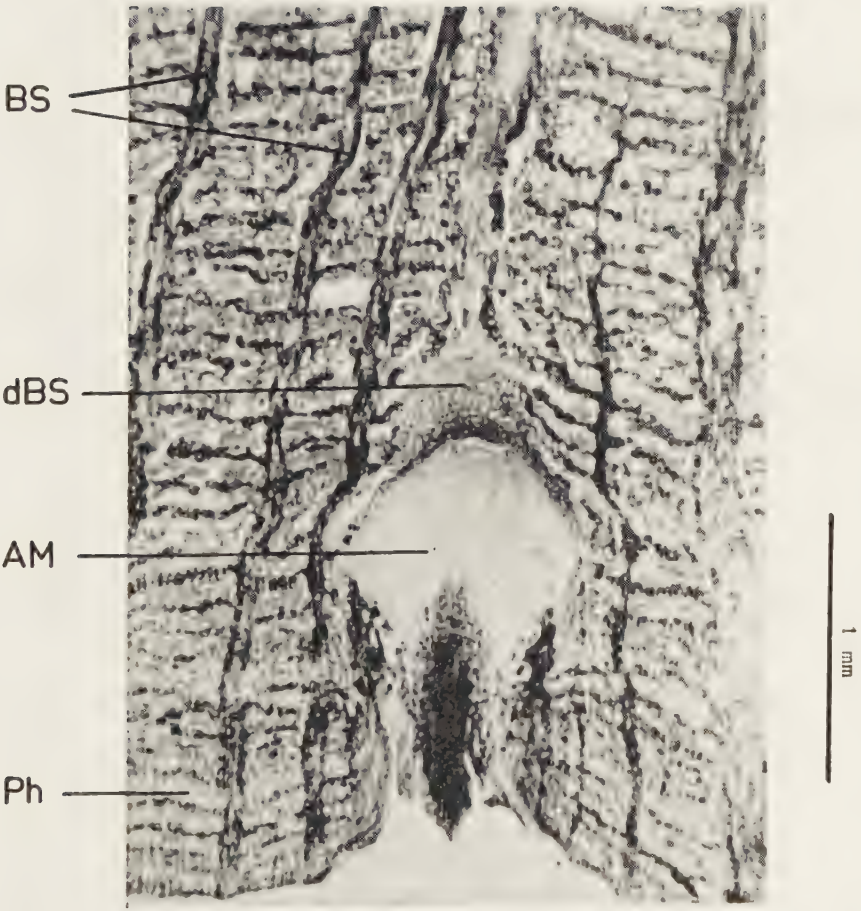


Abb. 59

Adventives Meristem (AM) an ca. 50-jähriger Ulmus carpinifolia. (BS = Baststrahlen, dBS = dilatierter Baststrahl, Ph = Phloem)

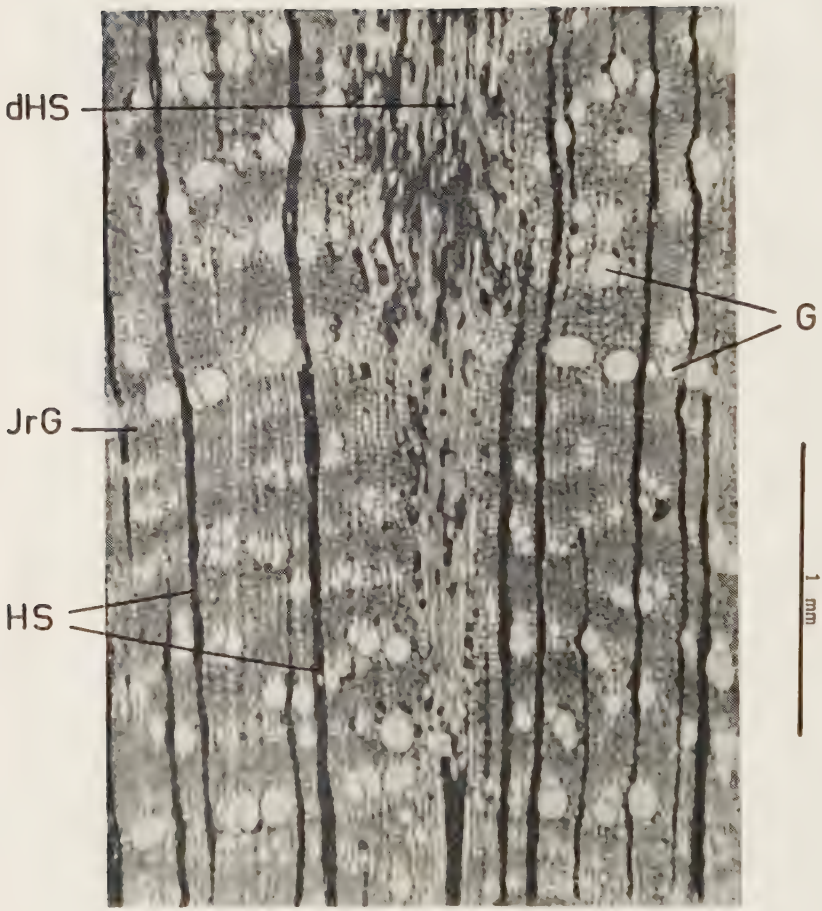


Abb. 60

Dilatierter Holzstrahl unterhalb eines adventiven Meristems an ca. 50-jähriger Ulmus carpinifolia. Querschnitt. (HS = Holzstrahlen, dHS = dilatierter Holzstrahl, G = Gefäße, JrG = Jahrringgrenze)

3.2.6. Fagus silvatica L.
(Abb. 61-67)

In mehreren 40-80-jährigen Buchen-Beständen in Hanglagen wurden an den talwärts gerichteten Unterseiten der häufig leicht schräg gekrümmt stehenden unteren Stammteile kleine Rindenanschwellungen festgestellt (Abb. 61). Es konnte beobachtet werden, daß aus solchen Anschwellungen kleine Wurzeln hervorbrachen, die jedoch bald wieder vertrockneten. Einige Stämme erwiesen sich am Stammfuß mit solchen, 5-10 mm langen, vertrockneten Wurzeln geradezu übersät.

Es muß dabei betont werden, daß die Stammbereiche, an denen diese Strukturen sich bilden, in keiner Weise etwa vorher mit Erde bedeckt waren und nachträglich freigelegt wurden. Die Wurzeln, bzw. die zugrundeliegenden Anlagen, entwickeln sich vielmehr an frei stehenden oberirdischen Stammteilen. Wenn ihr Auftreten am Stammfuß auch am häufigsten ist, so konnten diese Strukturen in einigen Fällen noch in 1,5 m Höhe gefunden werden.

Ähnliche Wurzelbildungen zeigten sich auch an mehreren 40-70-jährigen Buchen einige cm oberhalb von Verletzungen infolge Rückeschäden am Stammfuß.

Abb. 62 zeigt das Anfangsstadium eines entsprechenden Bildungsvorganges oberhalb einer frischen Wunde: Nach der Verwundung bildet sich zunächst sehr gefäßarmes, parenchymreiches Holz. Das Kambium beginnt in gewissen Bereichen plötzlich, sich durch gesteigerte radiale Teilungen stark zu erweitern. Im Radialschnitt an solchen Stellen wird dabei deutlich, daß gleichzeitig eine Längsunterteilung der Initialen einsetzt. Auf diese Weise entsteht aus dem Kambium heraus zunächst ein kleinzelliges Meristem.

Abb. 63 zeigt ein weiter fortgeschrittenes Stadium einer entsprechenden adventiven Keimbildung an der Unterseite

eines schräg geneigten Stammansatzes. Hier erscheint die Entstehung aus dem Kambium spontan, ohne erkennbaren äußeren Einfluß. Die Holzstruktur im umliegenden Bereich neben den Keimen bleibt völlig unverändert.

Die von den Meristemen nun an Stelle normalen Holzes nach innen abgeschiedenen isodiametrischen Zellen differenzieren sich zunächst zu großen, dünnwandigen, teilweise radial gestreckten Parenchymzellen aus, die anschließend bald verholzen. Diese Zellen sind sehr viel größer und unregelmäßiger als Parenchymzellen normaler Holzstrahlen. Es zeigte sich auch nur in einigen Fällen eine Beziehung dieser Bildungen zu Holzstrahlen, indem die Meristeminitiierung im Kambialbereich eines Holzstrahles ihren Anfang nahm. Meist entstand das Meristem jedoch aus einem breiteren Kambialbereich unter Einbeziehung mehrerer Strahlen. So zeigt Abb. 64 den Anfangspunkt einer früheren Keimentstehung im Holz: Während die beiden rechts und links verlaufenden breiten Holzstrahlen von den Differenzierungsvorgängen völlig unberührt blieben, bildete sich zwischen ihnen sowohl aus den Initialen einschichtiger Strahlen wie auch den Initialen von Gefäßen und Tracheiden zugleich der verholzende Parenchymstrang unterhalb des Meristems im Rindenbereich.

Nach außen werden durch das Meristem ebenfalls Parenchymzellen abgeschieden. Diese wölben im fortgeschrittenen Stadium die Rinde nach außen auf, wodurch die ins Auge fallenden Rindenanschwellungen entstehen (Abb. 65, 66). Es konnten Keime beobachtet werden, die in einem solchen Stadium 4-7 Jahre latent verharrten, wobei sie durch entsprechend dem Rinden- und Holzzuwachs abgeschiedene Parenchymzellen ihre Position im Rindenbereich erhielten.

In einigen Fällen wurde beobachtet, daß die adventiven Meristeme über diese Entwicklungsstufe nicht hinaus kamen, sondern alle Meristemzellen sich schließlich zu Parenchymzellen ausdifferenzierten.

Die Meristeme können jedoch auch weiterhin aktiv bleiben und durch vermehrte basale Bildung verholzender Parenchymzellen zur Formung eines "Holzhöckers" Anlaß geben (Abb. 66). An den Seiten eines solchen entstehenden "Holzhöckers" können durch das apikale Meristem Rindenparenchymzellen abgeschieden werden. Differenzieren sich die apikalen Meristemzellen in einem solchen Stadium schließlich auch einfach zu Parenchymzellen aus, so entstehen die in Abb. 67 dargestellten "Auswüchse".

Das adventive Meristem kann jedoch schließlich auch die Rinde nach oben völlig durchbrechen und eine echte Wurzel bilden, welche eine deutliche Differenzierung in Wurzelhaube, Wurzelrinde und Zentralzylinder aufweist. Da diese Wurzeln aber in die "Luft" hineinwachsen, vertrocknen sie bald. Ihr Ansatz im Rindenbereich wird durch ein Innenperiderm abgeschnitten und darunter bildet das Kambium schließlich wieder normal Holz und Rinde.

In zwei Fällen konnten an dem seitlichen Rand eines solchen "Feldes" von Wurzelanlagen im unteren Stammbereich schräg geneigter Buchen kleine Gruppen adventiver Knospen gefunden werden. Diese hatten sich zum größten Teil an der Oberfläche entwickelt, waren aber von Proventivknospen eindeutig durch ihren gedrungeneren, unregelmäßigeren Bau und die viel geringere Anzahl von Knospenschuppen unterschieden. Daneben wurden einige wenige endogene Knospen im inneren Rindenbereich beobachtet. Auf Grund struktureller Ähnlichkeiten der Beziehung zum Holzkörper des Stammes ist zu vermuten, daß sich diese Knospen aus den gleichen adventiven Meristemen wie die Wurzeln entwickelt haben.

Abb. 61

Ca. 50-jährige Fagus silvatica mit Rindenanschwellungen und kleinen adventiven Wurzeln im unteren, schräg geneigten Stammteil.

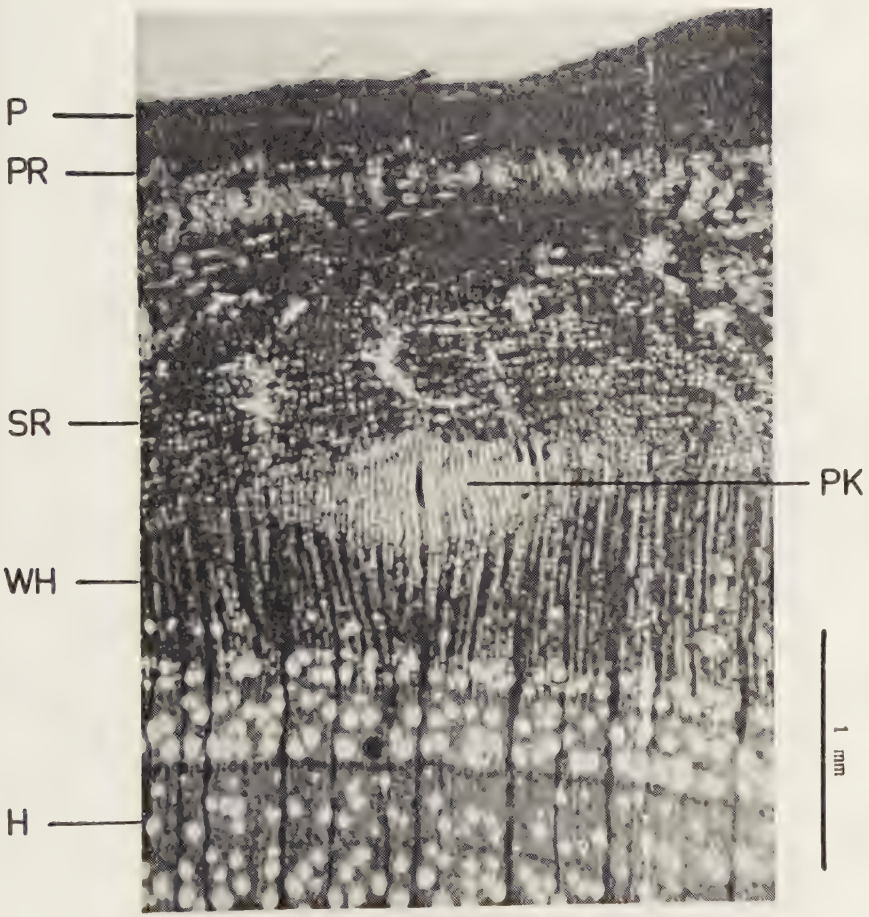


Abb. 62

Anfangsstadium der Bildung eines adventiven Meristems 4 cm oberhalb einer Verletzung an ca. 40-jähriger Fagus silvatica. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, WH = Oberhalb der Wunde gebildetes "Wundholz", H = Holz, PK = Proliferiertes Kambium)

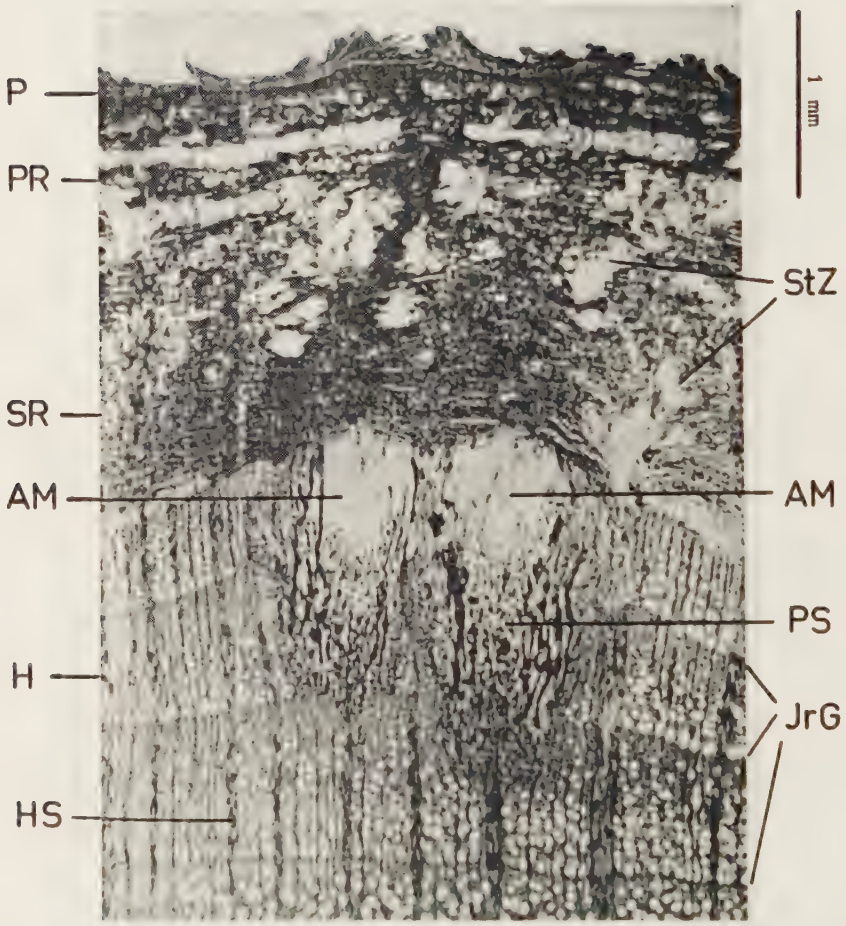


Abb. 63

Zwei adventive Meristeme (AM) an der Unterseite eines leicht gekrümmten Stammes einer ca. 70-jährigen Fagus silvatica. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, JrG = Jahrringgrenzen, HS = Holzstrahlen, StZ = Steinzellen, PS = vom Meristem nach innen abgeschiedener "Parenchymstrang")

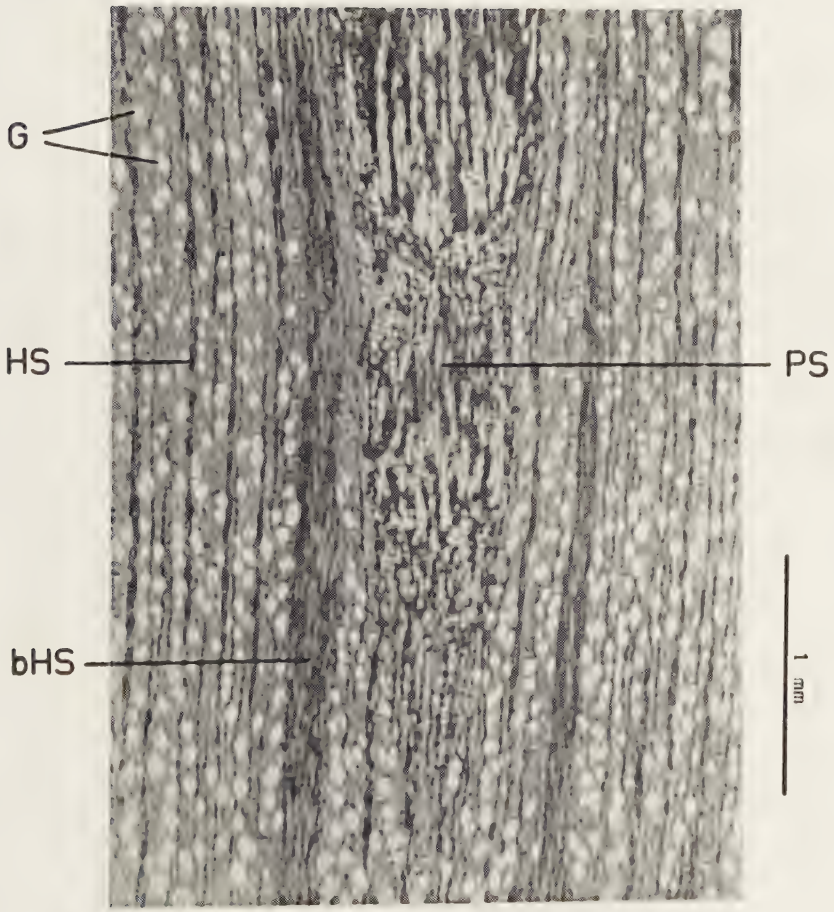


Abb. 64

Beginn des "Parenchymstranges" (PS) eines adventiven Meristems im Holz einer ca. 40-jährigen Fagus silvatica. Querschnitt. (G = Gefäße, HS = Holzstrahl, bHS = breiter Holzstrahl)

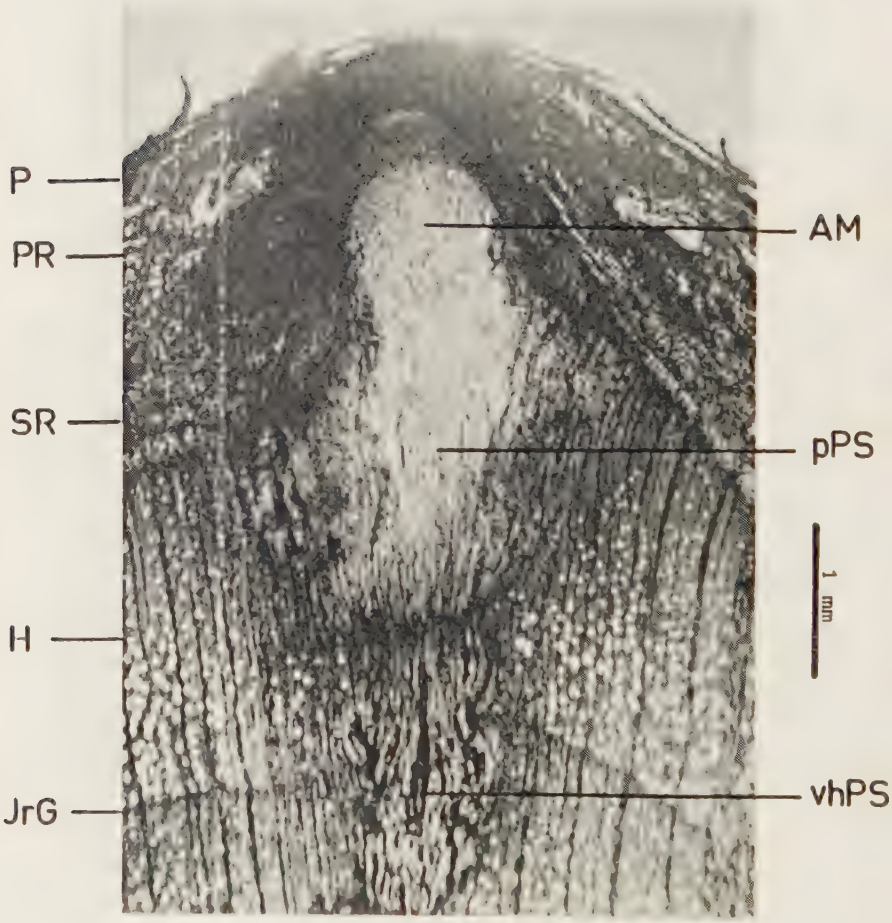


Abb. 65

Adventives Meristem (AM) im Rindenbereich einer ca. 40-jährigen Fagus silvatica. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, JrG = Jahrringgrenze, pPS = parenchymatischer Teil des "Parenchymstranges", vhPS = verholzter Teil des "Parenchymstranges").

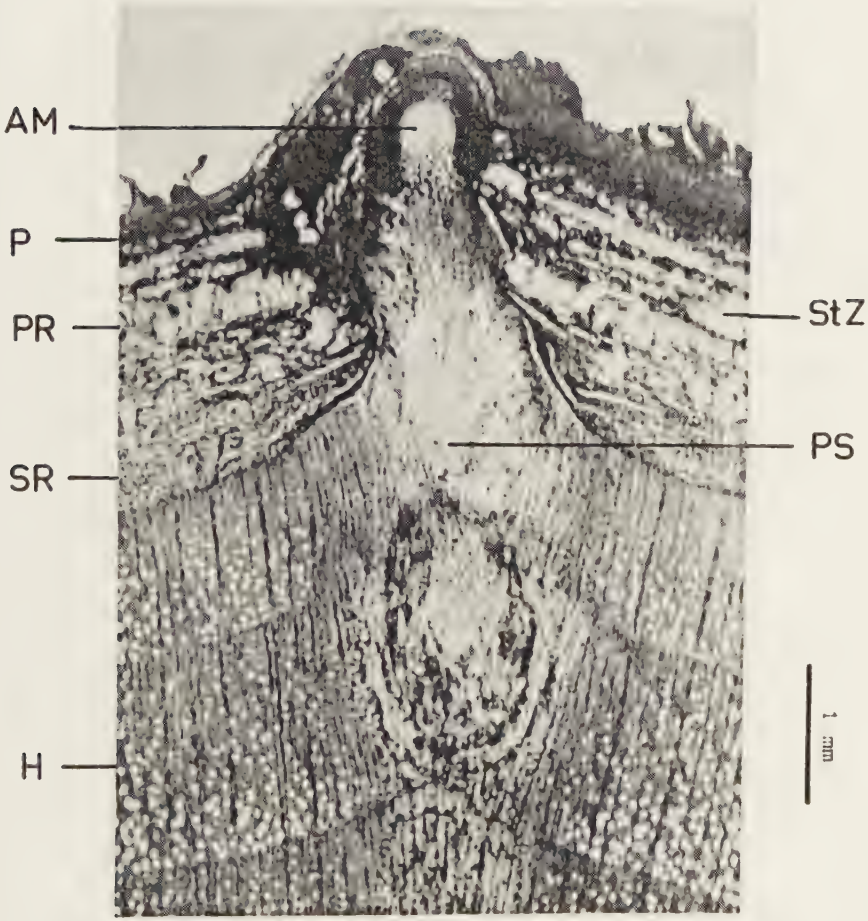


Abb. 66

Adventives Meristem (AM) an ca. 50-jähriger Fagus silvatica, an der Basis einen "Holzhöcker" bildend. Querschnitt (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, StZ = Steinzellen, PS = "Parenchymstrang")

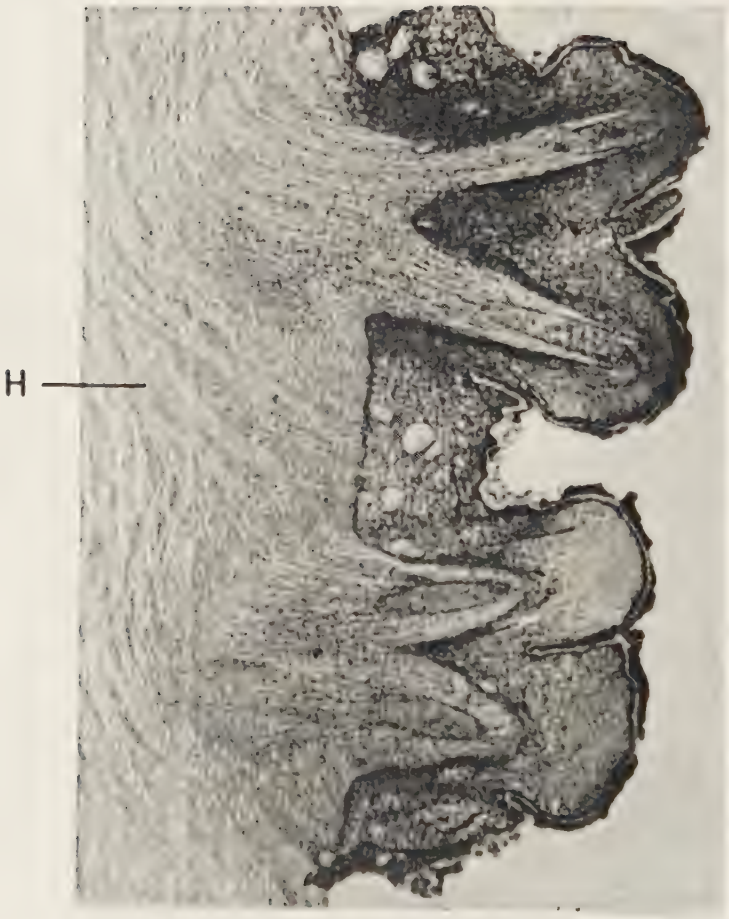


Abb. 67

"Auswüchse" an ca. 50-jähriger Fagus silvatica, entstanden durch Ausdifferenzierung von adventiven Meristemen in fortgeschrittenem Stadium in Parenchym. Radialschnitt. (H = Holz)

3.2.7. Acer pseudoplatanus L.
(Abb. 68-72)

Ähnlich wie bei der Buche konnten auch an 30-50-jährigen Exemplaren des Bergahorn Rindenanschwellungen im unteren Stammbereich, bevorzugt an der Unterseite leicht schräg geneigter Stämme, beobachtet werden (Abb. 68). Der mikroskopische Schnitt zeigt, daß auch hier an diesen Stellen aus dem Kambium adventive Meristeme gebildet werden (Abb. 69, 70). Diese, im Tangentialschnitt rundlich erscheinenden Meristeme können bis zu 5 mm breit werden. Sie entstehen im Kambialbereich eines Strahles, der dann immer weiter dilatiert. Ähnlich wie etwa bei der Esche (Abb.51) entsteht so im Holz ein sich immer mehr verbreiternder Holzstrahl, dem im Rindenbereich das adventive Meristem aufsitzt. Dieses scheidet dabei im Verlauf des sekundären Dickenwachstums des Stammes nach innen radial gestreckte Parenchymzellen ab, die alle sehr bald verholzen. In einzelnen Fällen konnte der Ursprungspunkt der Meristeme, erkennbar an dem dilatierten Strahl, bis über 10 Jahre im Stammholz zurückverfolgt werden.

In mehreren Fällen konnten die Anfangsstadien einer Wurzelentwicklung aus solchen Meristemen beobachtet werden. Dabei bildet sich nach Durchbrechen der Rinde an der Spitze des Meristems eine Wurzelhaube aus, während die Basis sich in Wurzelrinde und Zentralzylinder differenziert.

In zwei Fällen wurden im Stammbereich von ca. 30-jährigen Bäumen auch endogene Adventivknospen gefunden (Abb. 71). Es konnte jedoch nicht eindeutig nachvollzogen werden, ob es sich dabei um Differenzierungen aus den oben beschriebenen Meristemen handelte oder ob die Knospen sich (wie bei Tilia) aus remeristematisierten Rindenparenchymzellen entwickelten und den Anschluß zum Kambium sekundär herstellten. Es ist jedoch eindeu-

tig zu erkennen, daß es sich nicht um eingewachsene Proventivknospen handelt , da das darüberliegende ungestörte Oberflächenperiderm sowie die Struktur des angrenzenden Parenchyms eine sekundäre Verwachsung von Rindenrändern über eingesunkenen Knospen ausschließen.

In der inneren Rinde eines ca. 40-jährigen Bergahorns konnte schließlich auch eine adventiv entstandene "Holzknolle" festgestellt werden (Abb. 72). Die Knolle zeigt dabei deutliche Gefäße, Holzfasern und Holzstrahlen in rundgewachsener Anordnung. Am untersten Ende besteht noch ein Kontakt zum Kambium. Seitlich neben der Knolle ist ein offensichtliches Anfangsstadium einer derartigen Entwicklung zu sehen. Das randliche Auftreten von Meristemzellen an dem verholzten Bereich läßt dabei zu dem Schluß kommen, daß es sich hier um Verholzungsformen adventiver Meristeme im Kambialbereich handelt.

Abb. 68
Rindenanschwellungen mit unterliegenden adventiven Meristemen an ca. 40-jährigem Acer pseudoplatanus.

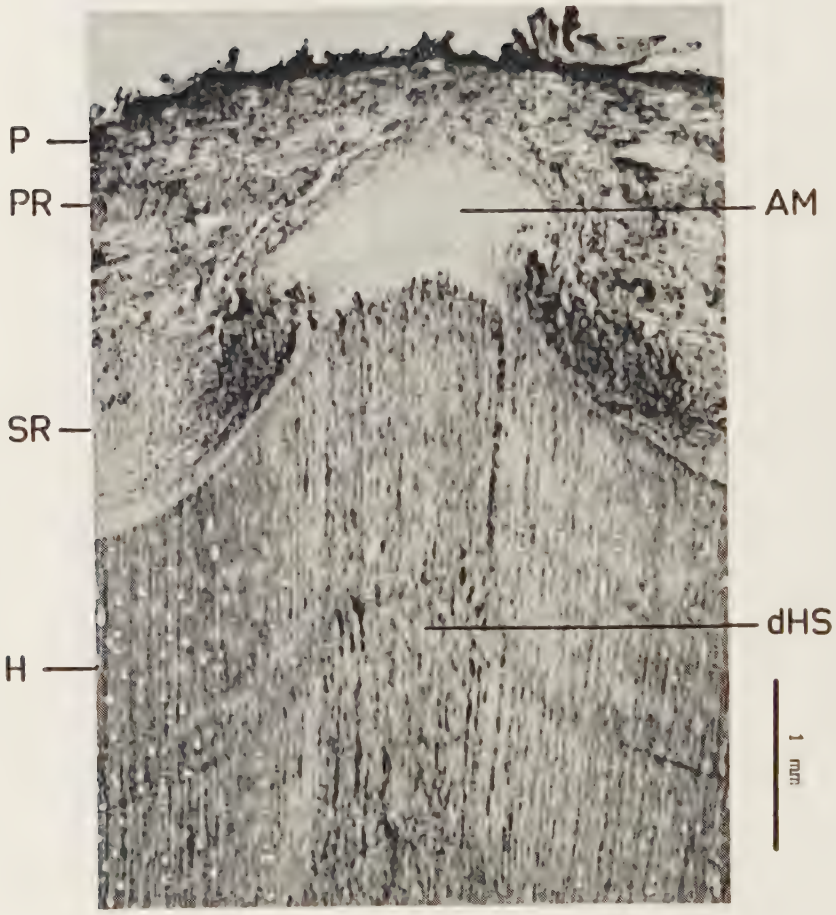


Abb. 69

Adventives Meristem (AM) an ca. 40-jährigem Acer pseudoplatanus. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, dHS = dilatierter Holzstrahl, verholzt)

Abb. 70

Adventives Meristem (AM) an ca. 40-jährigem Acer pseudoplatanus. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, H = Holz, dHS = dilatierter Holzstrahl, verholzt)

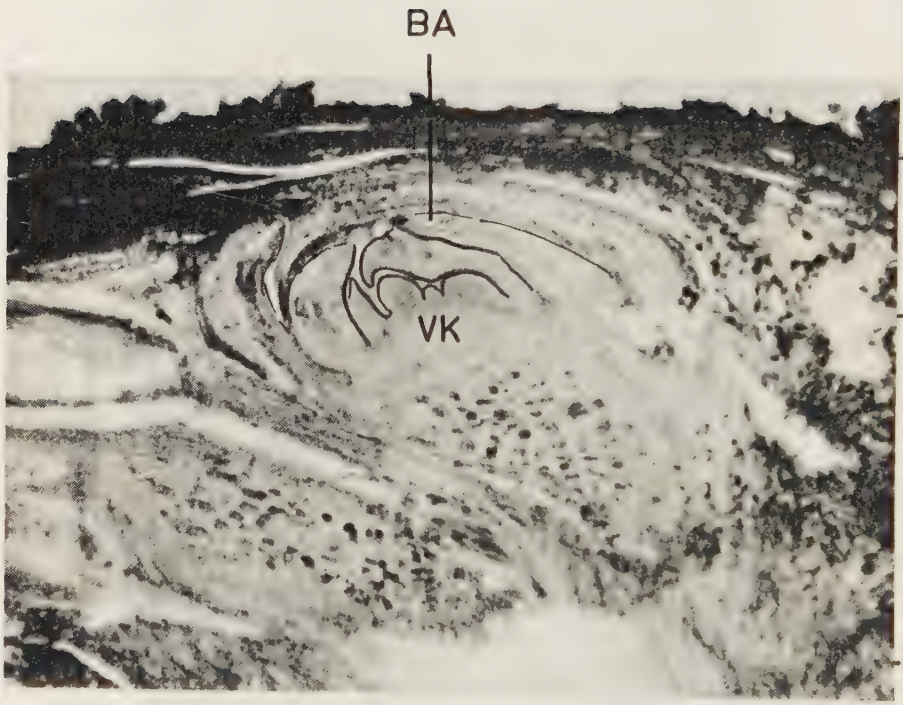


Abb. 71

Endogene Adventivknospe an ca. 30-jährigem Acer pseudoplatanus. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, VK = Vegetationskegel, BA = Blattanlagen)

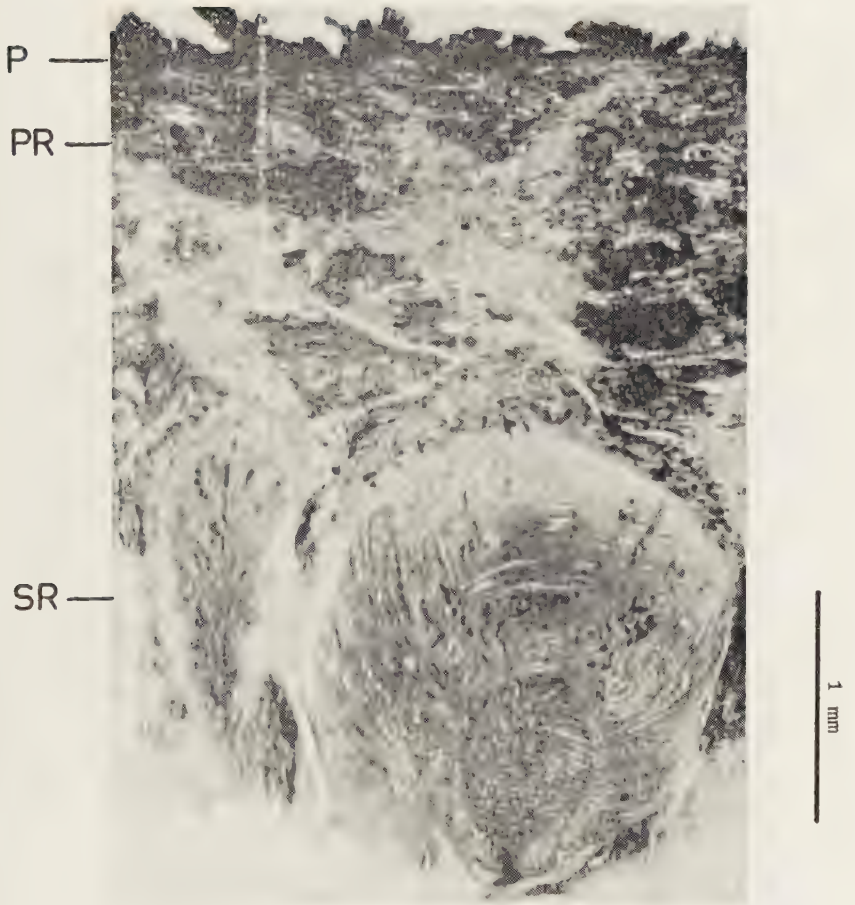


Abb. 72

Adventiv entstandene "Holzknolle" an ca. 40-jährigem Acer pseudoplatanus. Links daneben das Anfangsstadium einer solchen Entwicklung. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde)

3.2.8. Betula pendula Roth (Abb. 73, 74)

An 20-40-jährigen Birken konnten in mehreren Fällen im Rindenbereich des Stammes adventive Meristeme gefunden werden, die von außen als leichte Rindenanschwellungen erkennbar waren. Diese Bildungen zeigten keine Beziehungen zu Verletzungen oder zu einer Schrägstellung des Baumes. Sie wurden sowohl am Stammfuß als auch in 2 m Höhe in unregelmäßiger, vereinzelter Anordnung beobachtet.

Abb. 73 zeigt ein solches Meristem. Während es von seiner Bildungsstelle am Kambium nach außen drängt, sondert es seitwärts Zellen ab, die sich zu Parenchym ausdifferenzieren. So ist das Meristem durch einen von ihm selbst geschaffenen breiten Mantel aus Parenchymzellen umgeben, der an das Rindenparenchym anschließt. An der Spitze des Meristems werden die äußeren Zellagen infolge des Wachstumsdruckes abgeplattet und verkorken zum Teil. So entsteht eine Schutzschicht nach außen, der gegenüber sich die direkt anschließenden hellen Meristemzellen in der Färbung deutlich abheben.

Abb. 74 zeigt die Holzstruktur unterhalb des Meristems. Auch hier erfolgt die Entstehung des "Parenchymstranges" nicht aus einem proliferierten Holzstrahl, sondern auf breiterer Front aus dem ganzen Kambium. Dabei sondert das initiierte Meristem nach innen zunächst isodiametrische Parenchymzellen ab, die bald verholzen. Im weiteren Wuchsverlauf formiert sich schließlich eine zentrale Zone aus radial langgestreckten Zellen, denen sich auch einige rudimentäre radial verlaufende Gefäße zugesellen.

In mehreren Fällen wurde die Entstehung kleiner adventiver Wurzeln am Stamm aus diesen Meristemen beobachtet. Diese vertrocknen an der Luft jedoch rasch. Bis 5 mm lange vertrocknete Wurzeln konnten im Stammbereich von Birken häufiger gefunden werden.

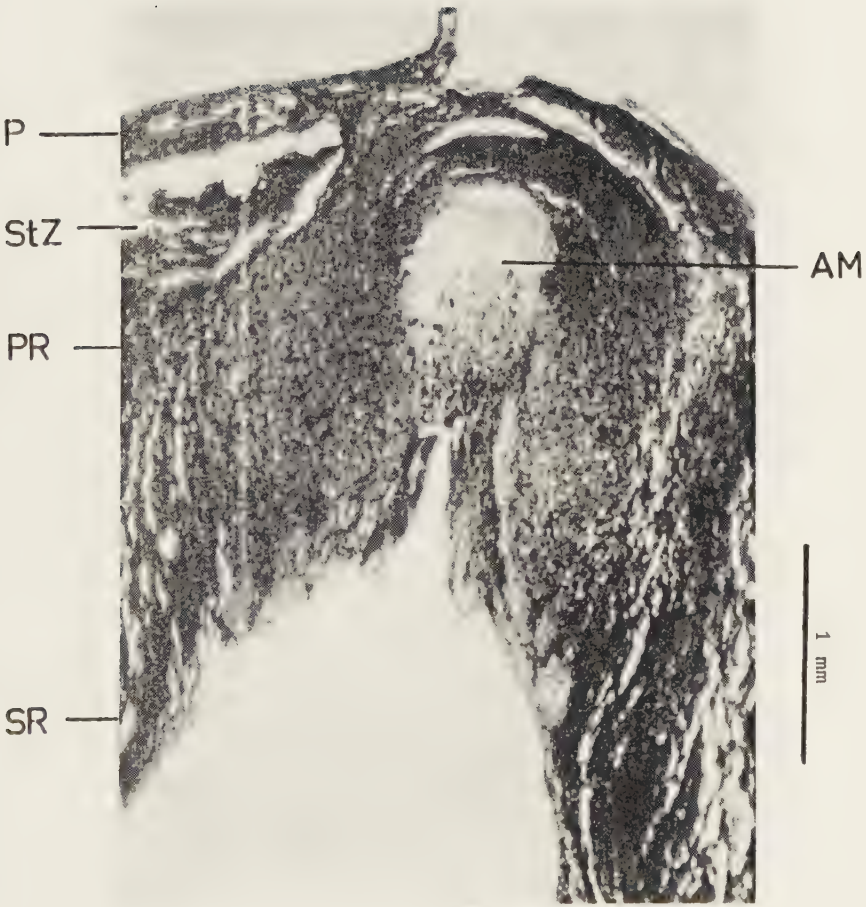


Abb. 73
Adventives Meristem (AM) an ca. 30-jähriger Betula pendula. Querschnitt. (P = Periderm, PR = Primäre Rinde, SR = Sekundäre Rinde, StZ = Steinzellen)

Abb. 74

Holzstruktur unterhalb eines adventiven Meristems an ca. 30-jähriger Betula pendula. Querschnitt. (G = Gefäße, JrG = Jahrringgrenze, PS = Parenchymstrang, verholzt)

3.2.9. Chamaecyparis lawsoniana (A. Murr.) Parl. (Abb. 75, 76)

Als Untersuchungsobjekte dienten mehrere ca. 60-jährige Bäume. Nach Entfernung der Rinde bis etwa 2 m Höhe zeigten sich in dem ganzen freigelegten Bereich zahlreiche kleine Ausstülpungen an der inneren Rinde und Einbuchtungen im Holz des Stammes. Diese Unregelmäßigkeiten traten meist gehäuft in horizontalen Reihen auf.

Die mikroskopische Untersuchung offenbarte an diesen Stellen jeweils kleine sekundäre Meristeme, die jeweils einen ganz bestimmten Entwicklungsgang durchlaufen: Zunächst entsteht durch vermehrte Teilungstätigkeit des Kambiums, beginnend im Bereich eines Strahles, eine kleine Gruppe meristematischer Zellen, die sich durch fortwährende Teilung vergrößert und keilförmig in das vorhandene Phloem hineinschiebt (Abb. 75). Im Xylem entsteht entsprechend unter diesem Meristem eine Zone unregelmäßiger, z.T. radial langgestreckter parenchymatischer Zellen, die jedoch bald verholzen. Dieser Bereich ist dabei gegenüber dem umliegenden Holz eingesunken, nur im zentralen Bereich entwickelt sich eine kleine Erhebung (Abb. 76). Mit weiterer Entwicklung beginnen nun die äußersten Zellen des gebildeten Meristems, sich zu Parenchymzellen auszudifferenzieren (Abb. 75). Je mehr der Keim in die Rinde vordringt, desto mehr nimmt diese parenchymatische "Außenzone" gegenüber der meristematischen "Kernzone" zu. Im Kontaktbereich zwischen adventivem Meristem und Kambium beginnt sich schließlich von den Seiten her unterhalb des Keimes wieder normales Bastgewebe zu bilden. Der Keim, nun völlig parenchymatisch geworden, wird schließlich ganz vom Kambium getrennt und im Bast abgekapselt. Dort kollabieren viele der Parenchymzellen und werden zum Teil nekrotisch (Abb. 75). Entsprechend dieser Entwicklung in der Rinde wird auch die Keimbasis im Holz immer mehr zurückge-

bildet und schließlich bildet sich anschließend wieder normales Holz (Abb. 76).

Die Zeitspanne zwischen Initiierung und "Wiedereinschmelzung" eines solchen Keimes ist dabei häufig relativ kurz. Wie aus Abb. 76 ersichtlich, begann in diesem Fall die Bildung am Ende eines Jahrringes, während des folgenden Jahres blieb das Meristem aktiv, wurde im anschliessenden Frühjahr jedoch bereits wieder abgestoßen, so daß sich an dieser Stelle wieder normales Holz bildete. Auf diese Weise findet man im Holz zahlreiche solcher kurzen Stränge eingeschlossen. Entsprechend treten in derRinde häufig neben den aktuellen Meristemen zahlreiche alte, kollabierte auf (Abb. 75). Mit nach innen fortschreitender Borkenbildung werden diese schließlich von einem Periderm nach außen abgeschnürt und in die Borke eingeschlossen.

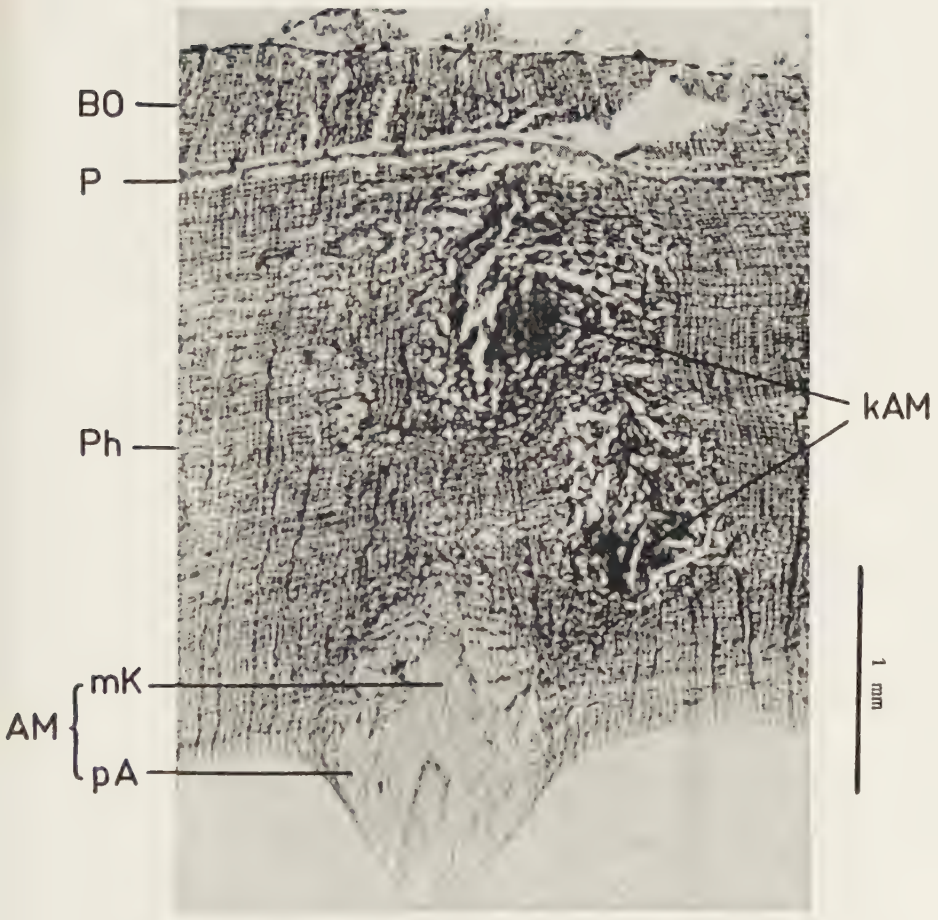


Abb. 75

Adventives Meristem (AM) in der Rinde von ca. 60-jähriger Chamaecyparis lawsoniana. Darüber die Reste zweier ehemaliger, kollabierter Meristeme (kAM). Querschnitt. (P = Periderm, BO = Borke, Ph = Phloem, pA = parenchymatische Außenzone, mK = meristematische Kernzone)

Abb. 76
Basisstrang eines kurzlebigen adventiven Meristems an ca. 60-jähriger Chamaecyparis lawsoniana, im Holz eingewachsen. Querschnitt. (JrG = Jahrringgrenzen)

3.2.10. Taxus baccata L.
(Abb. 77-81)

Neben den bereits erwähnten Proventivknospen konnten im Stammbereich junger und älterer Eiben auch adventive Meristeme in verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden werden. Diese zeigten sich nach Loslösung der Rinde als in horizontalen Reihen gehäufte Unregelmäßigkeiten auf der Holzoberfläche und in der inneren Rinde, ähnlich wie bei Chamaecyparis lawsoniana.

Die Entstehung dieser Meristeme ist in allen Fällen auf einen direkten Ursprung aus dem Kambium zurückzuführen, wobei sich keinerlei Beziehungen zu Strahlbereichen abzeichnet. Durch vermehrte tangentiale Teilungen und Längsunterteilung der Fusiforminitialen bildet das Kambium ein kleinzelliges Meristem, das sich keilförmig in die angrenzende sekundäre Rinde hineinschiebt (Abb. 77). Im Holzbereich entwickelt sich unterhalb eines solchen Keimes ein Strang aus sehr großen, locker aneinandergefügten Parenchymzellen (Abb. 79). Am Beginn zunächst etwa isodiametrisch, nehmen sie im weiteren Verlauf mehr radial langgestreckte Form an. Diese Zellen haben keinerlei Ähnlichkeit mit den sehr viel kleineren Parenchymzellen der Holzstrahlen.

Ähnlich wie bei Chamaecyparis konnte auch hier in einer Reihe von Fällen beobachtet werden, daß die Meristemzellen der Keime sich nach gewisser Zeit in großzelliges Parenchym ausdifferenzierten (Abb. 78). Diese Strukturen werden allmählich in die sekundäre Rinde eingeschlossen, indem sich vom Kambium aus darunter wieder normales Phloemgewebe formt. Entsprechend wird der Parenchymstrang im Holz wieder schmaler, um schließlich ganz von der erneut einsetzenden normalen Holzbildung an dieser Stelle abgelöst zu werden (Abb. 79).

Die zu Parenchymzellen ausdifferenzierten Meristembereiche werden bei der Eibe nun nicht nekrotisch, sondern fügen sich in das umgebende Bastgewebe ein. Die Meristeme können bereits sehr weit entwickelt und tief in die Rinde vorgedrungen sein, bevor sie parenchymatisch werden (Abb. 78). Diese Strukturen stehen dann nach Fortschreiten der Verborkung häufig als Ausbuchtungen des Korkgewebes hervor und fallen so schon an der Stammoberfläche ins Auge.

Bei weiterentwickelten Meristemen kann der Holzkörper des Stammes im Bereich des "Parenchymstranges" durch verstärkten Zuwachs einen keilförmigen "Holzhöcker" bilden, dem der Keim dann in der Rinde aufsitzt.

Unter gewissen Umständen kann das Meristem offenbar auch die Verbindung zum Stammholz völlig verlieren, ohne parenchymatisch zu werden. Abb. 80 zeigt ein solches intaktes abgekapseltes Meristem, an dessen Basis sich ein isolierter Holzkörper mit eigenem Kambium gebildet hat. Solche Strukturen wurden mehrfach gefunden.

An einer ca. 70-jährigen Eibe konnte am Stamm in etwa 0,7 m Höhe beobachtet werden, daß sich spontan kleine Wurzeln aus solchen Keimen entwickelten (Abb. 81). In deren Umgebung zeigten sich weiterhin die vertrockneten, 5-10 mm langen Reste früher ausgetriebener Wurzeln.

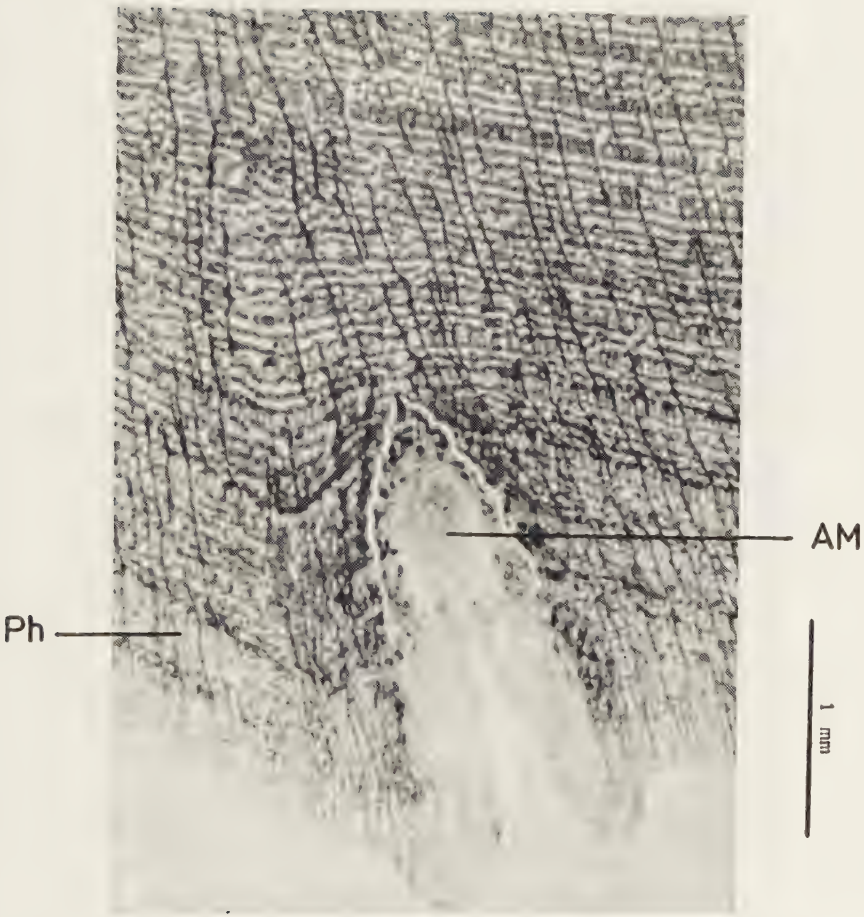


Abb. 77
Adventives Meristem (AM) an ca. 50-jähriger Taxus baccata. Querschnitt. (Ph = Phloem).
Infolge der Präparation hat sich das Gewebe des Keims deutlich von dem umgebenden Phloemgewebe getrennt.

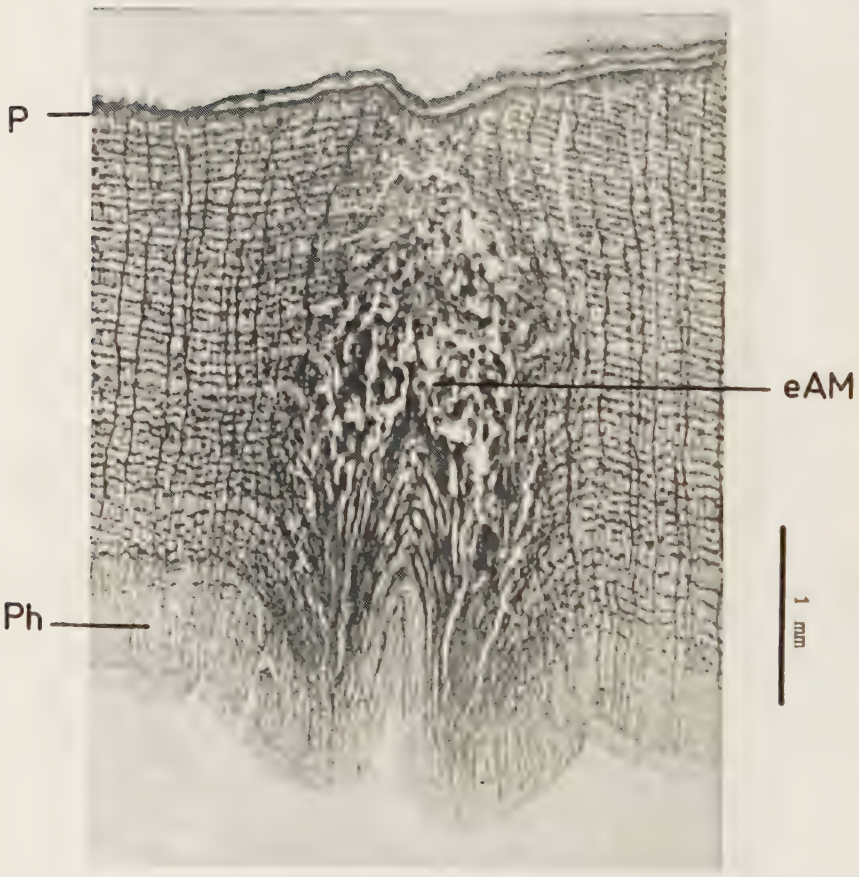


Abb. 78

Ehemaliges adventives Meristem (eAM) an ca. 50-jähriger Taxus baccata, zu Parenchym ausdifferenziert. Querschnitt. (P = Periderm, Ph = Phloem).

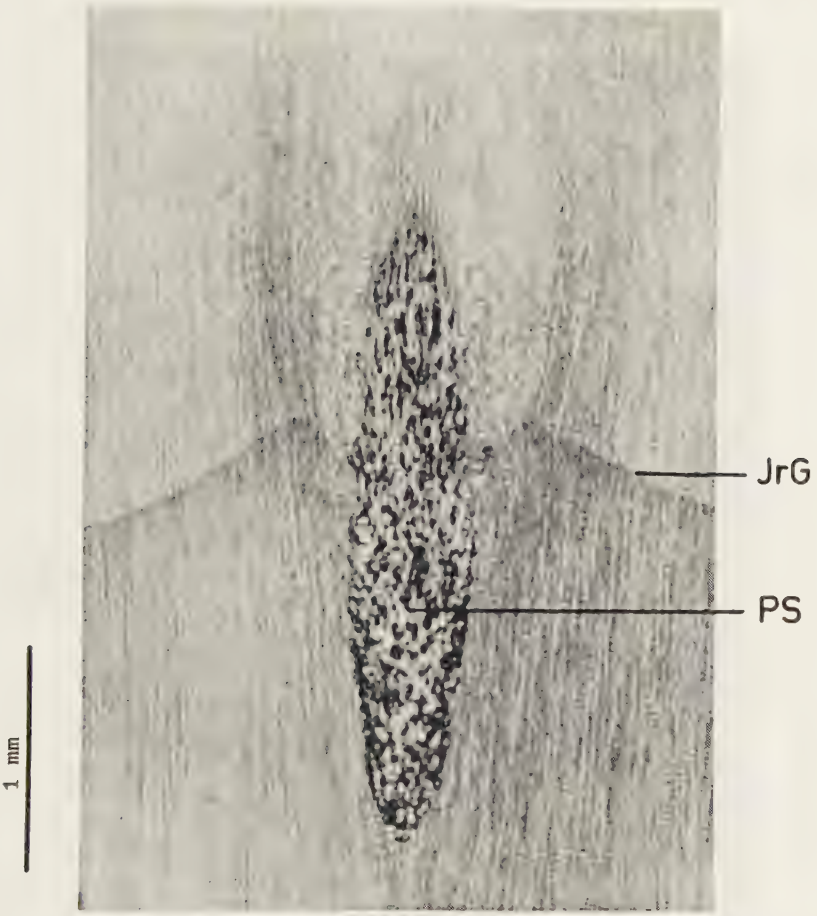


Abb. 79

Im Holzbereich gelegener "Parenchymstrang" (PS) unterhalb eines adventiven Meristems im Rindenbereich einer ca. 50-jährigen Taxus baccata, welches bald nach seiner Entstehung parenchymatisch wurde und von Rindengewebe umwachsen wurde. Daraufhin wurde oberhalb des "Parenchymstranges" allmählich wieder normales Holz gebildet. Querschnitt. (JrG = Jahrringgrenze)

Abb. 80

Adventives Meristem (AM) an ca. 50-jähriger Taxus baccata, vom Stammholz losgelöst und einen eigenen basalen Holzkörper (HKp) ausbildend. Querschnitt. (Ph = Phloem)

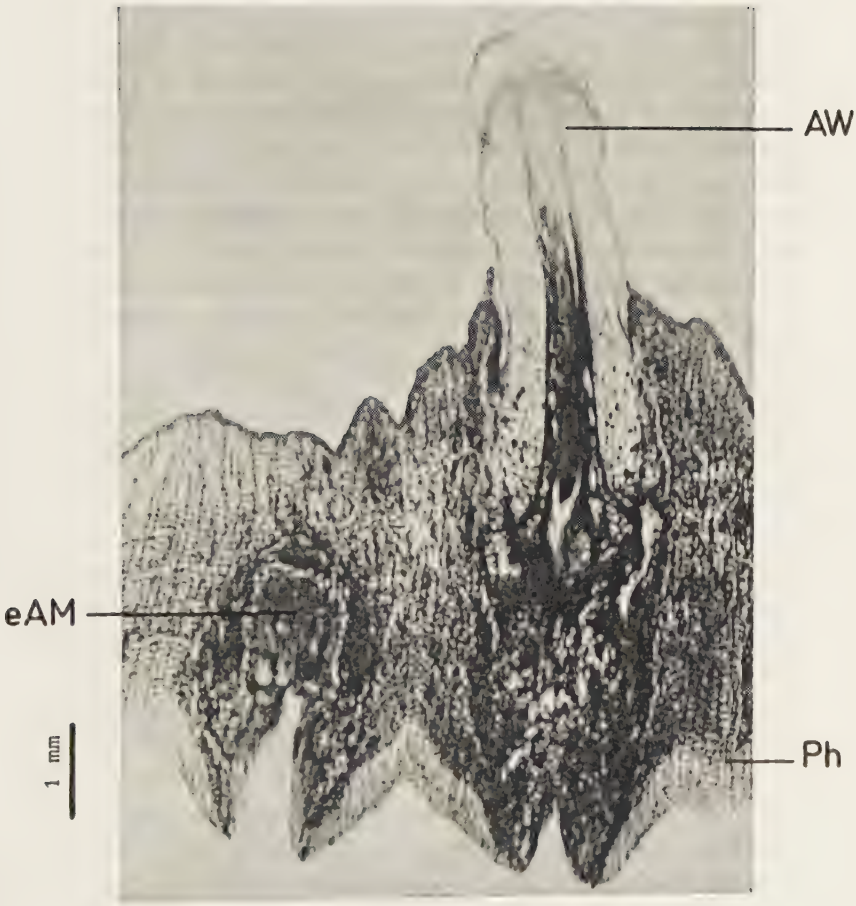


Abb. 81

Spontan aus einem präformierten Keim austreibende Adventivwurzel (AW) in 0,7 m Höhe über der Erde an ca. 70-jähriger Taxus baccata. Querschnitt. (Ph = Phloem, eAM = ehemaliges adventives Meristem, dessen Zellen sich zu Parenchym ausdifferenziert haben)

4. DISKUSSION

4.1. Anatomische Aspekte

4.1.1. Begriffserläuterungen

Als proventive Anlagen sollen im folgenden in Präzisierung des ursprünglichen Ansatzes von Th. HARTIG (1851, 1878) solche Strukturen an einer Sproßachse bezeichnet werden, die schon am jungen Trieb vorhanden sind, jedoch zunächst nicht austreiben. Wichtig ist dabei, daß diese Anlagen bereits primär im Knospenstadium des Triebes als direkte meristematische Abkömmlinge des Vegetationskegels vorgeformt sind. Diese in den Achseln der Blattanlagen gelegenen Meristeme geben im Normalfall zur Knospen- und anschließenden Triebbildung Anlaß. Bleiben sie jedoch an dem Ort ihrer Entstehung als echte Knospen oder unstrukturierte Meristeme ruhend, so sind sie als Restmeristeme des ursprünglichen Apikalmeristems aufzufassen.

Als adventive Strukturen sollen demgegenüber solche Bildungen bezeichnet werden, die erst sekundär an schon weitergehend ausdifferenzierten Pflanzenteilen entstehen. Häufig treten sie an Stellen auf, die von ihrer primären Differenzierung her solche Organe normalerweise nicht bilden (z.B. Knospen an Wurzeln oder an den Internodien einer Sproßachse, Wurzeln an einer Sproßachse). Die diesen Bildungen zu Grunde liegenden Anlagen entstehen als Folgemeristeme durch Neubildung aus Dauergewebe (Parenchym), weitergehend differenzierten und spezialisierten Meristemen (Kambium) oder Kallusgewebe.

4.1.2. Vergleichende Betrachtung der Ursprungsmöglichkeiten proventiver Sproßanlagen

Der Ursprung proventiver Sproßanlagen liegt, wie der Ursprung jeder normalen Knospe, immer in einem Achselmeristem in der Achsel eines Blattes. Im einzelnen ergeben sich dabei jedoch gewisse Variationen, die eine Ausscheidung mehrerer Entstehungstypen rechtfertigen. Da die Mechanismen der sekundären Vermehrung der Sproßanlagen am älteren Stamm teilweise auf den gleichen Prinzipien wie die der primären Entstehung beruhen, seien diese zugleich mit angeführt. Folgende Ursprungsarten können dabei unterschieden werden:

a) Achselknospen

Achselknospen an dem basalen Teil eines Jahrestriebes treiben auf Grund der Unterdrückung durch die apikale Dominanz der wipfelwärtigen Sprosse nicht aus und werden zu "schlafenden" Knospen (HARTIG 1851, BÜSGEN und MÜNCH 1927, CHURCH und CODMAN 1966). Nach WARD (1964) bleiben an Quercus rubra im Verlauf der normalen Entwicklung eines Baumes auf diese Weise 2/3 der angelegten Knospen im Ruhezustand.
So entstandene Proventivknospen zeigen während ihres ganzen Lebens immer eine durchgehende Verbindung mit dem Mark des Stammes (vgl. Abb. 19).

b) Kollaterale Beiknospen

Die nicht nach a) unterdrückt bleibenden, spitzenwärts gelegenen Achselknospen treiben im Jahr nach ihrer Anlage aus. An der Basis der so entstandenen Seitentriebe sitzen in den Achseln der vormaligen Knospenschuppen eine Anzahl von "Kleinknospen" in sehr engem Internodienabstand. Diese treiben ebenfalls nicht aus und verwachsen im Verlaufe des weiteren Dickenwachstums mit dem Gewebe des Haupttriebes. Auf diese Weise "wandern" die Knospen gewissermaßen von der Basis des Seitenzweiges

auf den Stamm über. Dort können sie noch lange Zeit, nachdem der ursprüngliche seitlich abzweigende "Muttertrieb" schon längst abgestorben ist, lebensfähig bleiben. Diese Knospen können dabei einmal den Seitenzweig an der Basis ringförmig umgeben oder nur an bestimmten Stellen, häufig als 2 kollaterale Beiknospen rechts und links unterhalb des Triebes, auftreten. Im Gegensatz zu den nach a) entstandenen proventiven Sproßanlagen weisen die hier besprochenen eine durchgehende Verbindung mit dem Mark des,am älteren Stamm längst eingewachsenen, Seitenastes an dessen Basis auf. (HARTIG 1851, BÜSGEN und MÜNCH 1927, MAC DANIELS 1953, CHURCH und GODMAN 1966, KORMANIK und BROWN 1967a, 1969).

Eine entsprechende Entstehung von Proventivknospen konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit z.B. an Salix alba festgestellt werden.

An dem kaulifloren Baum Ficus macrophylla Roxb. konnte die Entstehung von Blütenknospen, die erst nach langjähriger Ruhe am älteren Stamm zum Austrieb gelangen, in gleicher Weise aus solchen, in den Achseln von Knospenschuppen der Hauptachselknospe angelegten Knospen nachgewiesen werden (ESSER 1887).

Eine Möglichkeit der späteren Vermehrung von Proventivknospen beruht ganz entsprechend auf der Ausbildung sekundärer Knospen aus Anlagen in den Achseln der Knospenschuppen einer "Mutterknospe". Dies kann sowohl an einer nicht entfalteten Proventivknospe geschehen als auch bei Austrieb einer solchen. Der erste Fall erklärt die in Abb. 3 und 4 dargestellten "Tochterknospen" bei Quercus. Im anderen Fall entstehen so an der Basis eines aus einer "schlafenden" Knospe ausgetriebenen Wasserreisers wiederum mehrerer neue "schlafende" Knospen, die etwa nach Entfernung dieses einen Wasserreisers zur Bildung zahlreicher neuer führen können.

Diese sekundären Knospen "wandern" nun auch wieder im Verlauf des weiteren Dickenwachstums auf den Stamm hinüber und trennen sich dabei voneinander. Durch diese Erscheinung ist die häufig beobachtete Aufspaltung und Vervielfältigung von "Knospenstämmen" im Holz erklärlich. Massive Vermehrung von Knospen auf diese Weise kann zur Bildung von Maserkröpfen an Bäumen führen. (HAHNE 1926, LIMING 1940, AARON 1946, CHANDLER 1947, MAC DANIELS 1953, STONE und STONE 1943b, LIASHENKO 1958, KORMANIK und BROWN 1964, 1967a, 1969).

c) Seriale Beiknospen

Aus dem knospenerzeugenden Meristem der Blattachsel am primären Trieb können neben der Haupt-Achselknospe noch eine Anzahl serialer Beiknospen in auf- oder absteigender Folge hervorgehen (SANDT 1925). Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung konnte ein Teil der eingesunkenen Proventivknospen bei Fraxinus excelsior auf eine Entstehung aus solchen unterdrückt bleibenden Beiknospen zurückgeführt werden. An Waldbäumen der gemäßigten Zone spielt diese Erscheinung zudem bei Juglans spp. eine Rolle, da hier diese zusätzlich angelegten Beiknospen zunächst "schlafend" bleiben, aber etwa nach Ästung austreiben und zur Wasserreiserbildung führen können (SANDT 1925, CLARK 1955).

Bei kaulifloren Bäumen ist eine solche Entstehungsweise von latent bleibenden Blütenknospen am Stamm verbreitet. So werden bei Chrysophyllum cainito in jeder Blattachsel mehrere seriale Knospen gebildet, von denen die meisten nach kürzerer oder längerer Ruhezeit zu Infloreszensen werden (ESSER 1887). Auch bei Theobroma cacao entstehen die Blütenstände aus solchen untergeordneten, ruhend bleibenden Beiknospen (LENT 1966). PUNDIR (1972, 1975) konnte diesen Vorgang auch an jungen Exemplaren von Ficus spp. beobachten, während an älteren Bäumen adventive Neubildungen vorherrschen (s.u.).

Eine Verbindung mit dem unter b) beschriebenen Vermehrungsmechanismus fand ESSER (1887) bei Theophrasta spp. und Goethea strictiflora. Hier werden in jeder Blattachsel zwei oder mehrere seriale Knospen angelegt, die ihrerseits in den Achseln ihrer auf den Hauptsproß hinübergeschobenen Knospenschuppen weitere Knospen bilden, welche dann nach und nach als Blüten hervorbrechen.

Das Achselmeristem kann vielfach auch am älteren Stamm - eingebettet in eine Rindeneinbuchtung ("axillary chamber") - noch aktiv bleiben und laufend exogen aufeinanderfolgende neue Knospen ausbilden, die dann z.T. erst nach mehrjähriger Ruhe austreiben. Solche Verhältnisse konnten an den kauliflorен Bäumen Cercis spp., Pleiocarpa mutica Benth. und Swartzia pinnata Willd. nachgewiesen werden (ESSER 1887, THOMPSON 1946, 1949, 1951).

Solche später gebildeten Knospen sind nicht mehr mit dem Gefäßanschluß der Haupt-Achselknospe verbunden, sondern differenzieren eine eigene Verbindung zum Stamm erst sekundär aus, bevor sie zum Austrieb kommen. Dabei wird eine Kambiumzone gebildet, die nach innen zum Kambium des Stammes rückschreitend Gefäßelemente bildet, die schließlich senkrecht auf das Stammholz treffen (ESSER 1887). Da diese Knospen auf Grund ihrer Entstehung aus einem primär angelegten Achselmeristem als eindeutig proventive Bildungen anzusehen sind, tritt hier der merkwürdige Fall ein, daß solch proventiven Knospen keine durchgehende Verbindung zum Mark des Stammes besitzen. Vielmehr ist auf Grund der erst nachträglichen Differenzierung der Gefäßanschluß als Neubildung nur in den äußeren Jahrringen nachweisbar, was sonst nur bei adventivem Ursprung auftritt.

Von einem Achselmeristem gebildete seriale Knospenreihen können mit der Zeit völlig in die Rinde eingewallt werden, so daß zunächst der Anschein einer adventiven endo-

genen Bildung entsteht, wie HANSEN (1881) an Gleditschia sinensis und Symphoricarpus vulgaris zeigte. Das Achselmeristem und seine Abkömmlinge können jedoch auch derart in die Rinde hineinwachsen und mit den dortigen Geweben verschmelzen, daß die am älteren Stamm daraus hervorgehenden proventiven Knospen tatsächlich endogenen Ursprungs sind (bei Eucalyptus) (CHATTAWAY 1958, CREMER 1972).

4.1.3. Weiterentwicklung proventiver Sproßanlagen im Verlauf des sekundären Dickenwachstums der Sproßachse

Nach BRAUN (1960) sind die sitzenden Knospen am jungen Trieb auf bestimmte Weise mit dem Mark ihrer Tragachse verbunden; diese Verbindung wird auch im Zuge der weiteren Sproßentwicklung durch Bildung eines "Knospenbasismarkstrahles" aufrecht erhalten. Bei den unterdrückt bleibenden Knospen verlängert sich nun diese Verbindung jährlich entsprechend dem Dickenzuwachs, so daß ein durchgehender "Knospenstamm" das Holz in radialer Richtung von der außen liegenden Sproßanlage bis zum Mark des Stammes bzw., bei Entstehung an der Basis von Seitentrieben, bis zum Mark des Mutterzweiges durchzieht.

Diese Verlängerung kann einmal in der von BRAUN (1960) beschriebenen Form eines kambialen Wachstums vor sich gehen. Zum anderen existiert hier jedoch auch die schon von HARTIG (1851, 1878) postulierte Form eines "interkalaren" (= "intermediären") Wachstums der Parenchymzellen des Knospenbasismarkstrahles. Dabei werden die Zellen an den Stellen der stärksten Wachstumsspannungen auseinandergerissen und die entstehenden Lücken im Zuge eines Dilatationswachstums durch benachbarte oder neugebildete "Flickzellen" sofort wieder ausgefüllt (PISK 1922, JOST 1925). Das dazu nötige Erweiterungswachstum der Parenchymzellen ist hierbei deutlich an der Dünn-

wandigkeit der Zellen bei frischen Dilatationsstellen zu erkennen. Offenbar besitzen diese Parenchymzellen also noch weitgehende meristematische Fähigkeiten in den jüngeren Zonen, während sie in den älteren Teilen des Knospenbasismarkstrahles später verholzen.
Solch interkalares Wachstum spielt im übrigen auch bei der jährlichen Verlängerung des Anschlusses von Kurztrieben (z.B. bei Larix) eine wichtige Rolle.

Die zuleitenden Tracheiden und Gefäße, die aus dem Holz in die Knospenbasis einmünden, zerreißen im Verlauf des Dickenwachstums ebenfalls und es wird durch das vom Stamm in die Knospe einbiegende Kambium jeweils wieder eine neue Gefäßverbindung hergestellt. Diese jedes Jahr neu sich bildenden Tracheiden bzw. Gefäße biegen dabei keilförmig nach außen um, um den Kontakt zu dem rechtwinklig zu ihrem vertikalen Verlauf sich erstreckenden Knospenbasismarkstrahl zu erreichen. Auf diese Weise entstehen die hölzernen "Knospenkegel", denen die meisten proventiven Sproßanlagen aufsitzen (PISK 1922, JOST 1925).

Dieses Verlängerungswachstum des Knospenbasismarkstrahles im Holzbereich stellt für die Erhaltung der Lebensfähigkeit der Sproßanlagen in der Regel eine unbedingte Notwendigkeit dar. Daher findet man im grundsätzlichen Wachstumsablauf diesbezüglich kaum Unterschiede zwischen den einzelnen Baumarten. Sehr deutliche Verschiedenheiten treten jedoch auf bei der Art des Verlängerungswachstums der parenchymatischen Knospenbasis im Rindenbereich und bei der Art der apikalen Entwicklung der Knospenspitze. Diese unterschiedlichen Wuchsvorgänge erklären zum großen Teil die im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen festgestellten verschiedenartigen Typen von proventiven Sproßanlagen an älteren Bäumen. Zusätzlich sind unterschiedliche Reaktionen auf die Periderm- und Borkenbildung ausschlaggebend für die Entwicklungsform.

4.1.4. Typsierung der Entwicklungsformen proventiver Sproßanlagen

Im folgenden wird nun an Hand der gefundenen verschiedenartigen Typen von proventiven Sproßanlagen eine schematische Systematik der Entwicklungsformen entworfen, ausgehend von der Knospe am jungen Sproß hin zur Ausbildung am älteren Stamm. In der Natur sind diese einzelnen Typen nicht rein ausgebildet, vielmehr bestehen zahlreiche Übergangs- und Zwischenformen. Es muß jedoch eine gewisse Vereinfachung vorgenommen werden, um die grundsätzlichen Prinzipien klarer darstellen zu können (vgl. Schema in Abb. 82):

P I: "Hochknospe"

Dies ist der auffälligste und daher bislang meist als einziger beschriebene Typ einer proventiven Sproßanlage. Als deutlich sichtbare "schlafende Knospe" ist sie an der Außenseite der Rinde erkennbar. Das Wachstum der Knospenbasis hält mit dem Dickenzuwachs der Rinde Schritt, so daß die Knospe immer in gleicher Weise an der Oberseite des Stammes verbleibt. Zu dem Wachstum der Knospenbasis tritt bei diesem Typ nun noch ein, wenn auch beschränktes, apikales Wachstum an der Knospenspitze hinzu. Jährlich findet dabei am Vegetationskegel eine Neubildung von Blattanlagen statt; gleichzeitig differenzieren sich die vorjährigen Blattanlagen zu Knospenschuppen aus. Schon GOEBEL (1880) wies ja nach, daß auch an den normalen einjährigen Gehölzknospen die Knospenschuppen nichts anderes als metamorphisierte Blattanlagen darstellen. Während er durch künstliche Eingriffe an neu sich bildenden Knospen die Entwicklung von Laubblättern aus normalerweise zu Knospenschuppen determinierten Anlagen hervorrufen konnte, tritt bei den hier besprochenen mehrjährigen "schlafenden" Knospen der umgekehrte Vorgang ein: Eigentlich zur Bildung von Blättern bestimmte Anlagen werden zu Knospenschuppen umgewandelt.

Diese apikalen Wachstumsprozesse führen zu dem typischen Habitus der Proventivknospe mit zahlreichen Lagen von Knospenschuppen, deren Anzahl häufig dem jahresmäßigen Alter der Knospe entspricht (z.B. Abb. 1). CHURCH und GODMAN (1966) konnten entsprechend an Acer saccharum direkt beobachten, daß während einer gewissen Wachstumsperiode, die mit einem leichten Anschwellen der Knospe einhergeht, 1-2 Wochen vor dem Blattaustrieb in der Krone jährlich eine neue Lage von Blattanlagen und Knospenschuppen gebildet wird.

Das apikale Wachstum führt ebenfalls zu einer längenmäßigen Verlängerung der Proventivknospe. Dabei kann die Knospe auf ihrer ganzen Ausdehnung freistehend verbleiben, wie dies z.B. bei Quercus spp. festgestellt wurde (Abb. 1). Bei Fagus silvatica und Taxus baccata hingegen verwächst der innere Teil der eng dem Stamm anliegenden Knospe mit der Rinde, so daß die Knospenschuppenlagen nur an der Außenseite vollständig ausgebildet sind. Durch den leicht schrägen ansteigenden Verlauf des Knospenbasismarkstrahles wächst die Gefäßzuleitung mit nach oben, so daß die Knospenspitze jeweils direkt dieser Zuleitung aufsitzt, während die älteren basalen Knospenteile aus der Verbindung ausscheiden und mit dem Rindenparenchym verschmelzen (Abb. 5, 6).

In vielen Fällen findet man an älteren Knospen nicht mehr alle Lagen der Knospenschuppen vollständig, sondern die älteren sind bereits abgefallen, so daß nur noch ihre ehemaligen Ansatzstellen erkennbar sind.

Auf Grund der beschriebenen Wachstumsvorgänge lehnte LUBIMENKO (1900) auch die Bezeichnung "schlafende Knospen" ab und kennzeichnete sie als "verstecke Kurztriebe" - mit unausgebildeten Internodien und schuppenartigen Niederblättern -. Neben den normalen Langtrieben - mit ausgebildeten Internodien und voll ausgeformten Blättern -

und den Kurztrieben - mit unausgebildeten Internodien und voll ausgeformten Blättern - stellt dies nach seiner Ansicht die dritte und schwächste Form einer Triebbildung aus einer Knospe dar.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen konnte das Auftreten dieses Knospentypes an Quercus spp., Fagus silvatica, Acer pseudoplatanus, Betula pendula und Taxus baccata festgestellt werden. Wahrscheinlich können auch die von STONE und STONE (1943b) an verschiedenen Pinus-Arten nachgewiesenen Proventivknospen hier eingeordnet werden.
Das bei Taxus beobachtete und von STONE und STONE (1943b) an Kiefern beschriebene Phänomen eines gelegentlichen Austriebes weniger Nadeln aus einer solchen "schlafenden" Knospe weist deutlich auf die Übergangsform zu einem gewissen "Kurztriebcharakter" hin.

P II: "Flachknospe"

Hier ragt der Vegetationskegel der Knospe am älteren Stamm nur wenig über die Rindenoberfläche hinaus. Zwar hält auch hier das Wachstum der Knospenbasis mit dem Dickenzuwachs der Rinde Schritt, doch findet kaum apikales Wachstum statt. Es werden auch weniger Blattanlagen neu gebildet wie bei Typ P I. Die aus der Umwandlung älterer Blattanlagen hervorgegangenen Knospenschuppen sitzen unmittelbar dem Periderm auf und werden im Zuge des Dilatationswachstums der Rinde tangential auseindergezogen, so daß sich ein Bild wie in Abb. 2 ergibt. Dieser Typ, mit Übergangsformen zu Typ P I, konnte bislang nur bei Eichen nachgewiesen werden.

P III: "Tiefknospe"

Hier findet kein oder nur ein sehr geringes Wachstum der Knospenbasis statt, so daß die Knospe während ihrer gesamten Lebensdauer mehr oder weniger direkt dem aus

dem Stamm ragenden hölzernen Knospenkegel aufsitzt. Durch das Dickenwachstum der Rinde sinkt die Knospe nun immer tiefer in diese ein. Die Blattanlagen werden dabei am Rande des sich immer höher schiebenden Rindengewebes mitgeführt, so daß sich die ältesten ehemaligen Blattanlagen am obersten Teil der so entstehenden Rindeneinsenkung wiederfinden. Die gesamte Knospe wird auf diese Weise gewissermaßen aufgeklappt und die Hälften um 180 ^{o} nach oben geschwenkt. Die ehemaligen Blattanlagen greifen aus den sich gegenüberliegenden Seiten der Rindeneinsenkung ineinander über und bilden so einen wirksamen Schutz des Vegetationskegels. Es kann sich dabei bei den aus den vormaligen Blattanlagen entstandenen Strukturen um echte Knospenschuppen (Salix, Abb. 15, 16, 17) oder lediglich um "Parenchymhöcker" (Esche, Abb. 10, 11) handeln.

Diese Wuchsform erinnert etwas an die durch das primäre Dickenwachstum an der Sproßspitze bei den Monokotyledonae entstehende "Scheitelgrube" (TROLL 1959).

Die weitere Entwicklung der eingesunkenen Knospe kann nun darin bestehen, daß die oberen Teile der Rindeneinsenkung miteinander verwachsen und die Knospe nunmehr völlig in einem Hohlraum in der Rinde eingeschlossen wird (Abb. 12). Oder die Borkenbildung kann die obersten ehemaligen Blattanlagen mit erfassen, so daß die jüngeren Teile der Knospe unter solchen Borkenschuppen geschützt liegen (Abb. 16, 17).

Dieser Knospentyp konnte bei Fraxinus excelsior und Salix alba gefunden werden. Ähnliche Einsenkungserscheinungen beobachteten KORMANIK und BROWN (1967a, 1969) an Proventivknospen von Liquidambar styraciflua. Auch PUNDIR (1972, 1975) stellte eine entsprechende Entwicklung von Blütenknospen an jungen Stämmen von Ficus spp. fest.

Eine gewisse Zwischenstellung zwischen den Typen P II und P III nimmt die an Abies alba auftretende Form der Proventivknospenentwicklung ein. In einer Anzahl der vielen Nadelachseln entwickeln sich aus den Achselmeristemen kleine, kaum sichtbare schlafende Knospen, wie dies auch bereits STONE (1953) an Abies balsamea und A. concolor feststellte. Sie sind schon im Jugendstadium in gewissem Maße in der Rinde eingesunken (Abb. 18). Im Verlauf des weiteren Dickenwachstums der Rinde hält das Wachstum der Knospenbasis indes weitgehend Schritt, so daß sich diese Einsenkung nur wenig vertieft. Diese kleine Einsenkung zeigt indes ein ähnliches Verhalten wie Typ P III mit umgekehrt orientierten Blattanlagen, die hier sehr rasch zu verkorkten Schuppen werden, und der Möglichkeit der Einwallung in die Rinde (Abb. 20, 21). Bemerkenswert ist hier auch die Form der meristematischen Sproßspitze, die nicht als Vegetationskegel, sondern vielmehr als konkave Scheitelgrube auftritt, die von zwei Blattanlagen bedeckt ist. Andererseits zeigt die Tanne auch den Übergang zu dem im folgenden zu besprechenden Typ P IV, indem in einigen Fällen Abschnürung der Knospenspitze und eigenständiges Weiterwachsen der meristematischen Knospenbasis beobachtet werden konnte.

P IV: "Sproßkeim"

Hier bleibt die Knospe in ihrer eigentlichen Form nicht lange erhalten. Die Knospenspitze wird vielmehr durch ein Periderm nach außen abgeschnürt und nur aus dem verbliebenen meristematischen Teil der Knospenbasis formieren sich neue meristematische Strukturen, die jedoch zunächst weitgehend unstrukturiert bleiben. Da nach ROMBERGER (1963) eine Knospe durch Vegetationskegel, Blattanlagen und Knospenschuppen in Form eines schon teilweise entwickelten, aber noch nicht entfalteten Sprosses charakterisiert ist, kann man diese sehr viel einfacheren Meristeme nicht mehr als Knospen bezeichnen. Es wird da-

her zunächst die Bezeichnung "Sproßkeime" vorgeschlagen. Auf Grund ihrer Ableitung aus primär schon am jungen Trieb vorhandenen Knospen müssen diese Strukturen auch zu den proventiven Bildungen gezählt werden, obgleich ihre typische Form sich erst im Laufe einer mehrjährigen Entwicklung nachträglich herausbildet.

Diese Strukturen, die ja aus Knospenbasismeristemen gebildet werden, erinnern an die von BEIJERINCK (1887) als besondere anatomische Organe postulierten "Knospenkerne". Er beobachtete, daß sich nach dem Abschneiden von Knospen an einjährigen Zweigen von Salix amygdalina aus der Schnittfläche bald wieder identische Knospen regenerierten. Bei älteren Stämmen von Cytisus adami entstanden nach Entfernung der Knospe rings um die ursprüngliche Ansatzstelle herum jeweils mehrere neue Knospen. Dies bewies für BEIJERINCK die regenerative Fähigkeit der Knospenbasis und ihre eigenständige Bedeutung als knospenbildendes Meristem.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung konnten solche meristematischen "Sproßkeime" erstmals gefunden werden. Obwohl der Entstehungsursprung bei Picea abies ("Schlafende Knospe") und Larix spp.(Kurztriebknospe) unterschiedlich ist, besteht die generelle Gemeinsamkeit der Herkunft aus Knospenbasismeristemen. Zudem zeigen die einmal gebildeten Strukturen in ihrer weiteren Entwicklung bei Fichten wie Lärchen deutliche morphologische Ähnlichkeiten.

Die Frage, inwiefern diese "Sproßkeime" im Sinne der oben angeführten "Knospenkerne" tatsächlich zur Regeneration von Knospen und damit zur Bildung von Sprossen fähig sind, wird erst experimentell eindeutig zu beantworten sein. An der Fichte ist Wasserreiserbildung ja eigentlich wenig geläufig. Indes berichten BÜSGEN und

MÜNCH (1927) auch über das Auftreten solcher Proventivsprosse an Fichten, denen die Äste (zur Gewinnung von Aststreu) bis auf den Stummel abgesägt wurden.

Bei Lärche hingegen ist das Auftreten von Wasserreisern relativ häufig. LIEBICH (1831) konnte zudem an einer in 1,5 m Höhe abgehauenen 13-jährigen Lärche die Bildung sehr starker Stockausschläge auf ganzer Länge unterhalb der Schnittfläche beobachten. Da außer den beschriebenen "Sproßkeimen" keine vorgeformten Sproßanlagen im Stammbereich bei Lärchen auftreten, muß der Ursprung sowohl von Wasserreisern als auch von Stockausschlägen in genau diesen Strukturen liegen.

4.1.5. Besonderheiten in Form und Entwicklung proventiver Sproßanlagen

Soviel zur Systematisierung der im Rahmen der vorliegenden Untersuchung beobachteten Knospentypen. Als Besonderheit proventiver Knospenbildung bei exotischen Baumarten sei noch das Vorkommen von "Lignotubern" im untersten Stammbereich von Eucalyptus-Arten erwähnt. Hierbei handelt es sich um knollenförmige Anschwellungen des Holzkörpers, in die zahlreiche proventive Knospen und Meristeme eingebettet sind (CHATTAWAY 1958, CARRODUS und BLAKE 1970). Diese Strukturen stellen eine Anpassung an die in Eucalyptus-Wäldern häufigen Brände dar, da aus diesen geschützten Knospenreserven leicht eine vegetative Regeneration möglich ist. Isolierte Lignotuber können nach BHATNAGAR und JOSHI (1973) auch für die künstliche vegetative Vermehrung von Eucalyptus verwendet werden.

Eine ähnliche Erscheinung fand VENATOR (1977) an Pinus oocarpa-Sämlingen. Der Wurzelhals ist dabei angeschwollen und als Speicherorgan ausgebildet, an dessen oberem Teil Knospen sitzen, welche insbesondere nach Schädigung

des Haupttriebes einen kräftigen Ausschlag liefern können. Auf Grund der Entstehung dieser Organe unterhalb der Kotyledonen müssen die Knospen hier indes als adventive Bildungen angesehen werden.

Abschließend seien noch einige Anmerkungen über die Entwicklungsvorgänge bei absterbenden Proventivknospen gemacht. Während z.B. bei Eichen die Lebensdauer der schlafenden Knospen weit über 100 Jahre betragen kann, sind sie an anderen Baumarten weitaus kurzlebiger. In diesen Fällen läßt das Verlängerungswachstum des Knospenbasismarkstrahles im Holzbereich allmählich nach und die Verbindung der Knospe mit dem Holzkörper des Stammes reißt ab. Die Knospe stirbt daraufhin meist ab und nur ihre vertrockneten Reste sind noch eine Zeitlang auf der Rindenoberfläche sichtbar. In einer Reihe von Fällen führt jedoch der nun in der Rinde isoliert verbliebene Teil der Knospenbasis ein Eigenleben weiter. Er bildet ein eigenes Kambium, produziert nach innen Holz und nach außen Phloem und es entstehen auf diese Weise die, insbesondere für Fagus silvatica so charakteristischen, "Rindenknollen", "Kugeltriebe" oder "Sphäroblasten" (HARTIG 1851, 1878, KRICK 1891). Es handelt sich dabei um mehr oder weniger kugelförmige Holzkörper mit Rindenbekleidung, die z.T. außen am Stamm sichtbar sind. Da sie zwar in das Rindengewebe des Stammes eingebettet sind, aber meist keine Verbindung zum Holz haben, können sie leicht aus der Rinde herausgeschält werden. Solche Rinkenknollen treten nach eigenen Beobachtungen auch an Carpinus betulus, Tilia spp., Larix kaempferi und Abies alba auf.

Diese Bildungen dürfen dabei nicht mit den "Rindenknollen" verwechselt werden, die von SCHWARZ (1892) und BÜSGEN (1895) an Buche sowie von CIESLAR (1894) und HENSCHEL (1894) an Tanne und Fichte als abnorme Korkbildungen der Rinde beschrieben wurden.

Zum Teil sitzen auf diesen "Kugeltrieben" noch die ursprünglichen Knospen und gelegentlich kann auch deren Austreiben beobachtet werden. Eine noch intakte Knospe sitzt auch dem in Abb. 13 dargestellten Holzkörper an der Basis einer losgelösten Proventivknospe der Esche auf. An der Tanne konnte in wenigen Fällen die Entstehung von Trieben festgestellt werden, die ohne Verbindung zum Stammholz nur im äußeren Rindenbereich einem kleinen Holzkörper aufsitzen (Abb. 24). Interessant erscheinen solche Triebe in Hinblick auf ihr gleichsam "parasitisches" Dasein, das sie in der Rinde führen.

Nach HARTIG (1851) stellt indes eine solche Triebbildung bei Proventivknospen von Pinus rigida die Regel dar. Die Verbindung der Knospen mit dem Stammholz reißt hier schon frühzeitig ab, an ihrer Basis bildet sich jeweils ein kugeliger Holzkörper und so können sie viele Jahre im Ruhezustand verharren. Wird dann später einmal ihr Austrieb induziert, so stellen die Knospen die Verbindung zum Stamm wieder sekundär her, indem der kugelige Holzkörper nach unten Gefäßbündel aussendet, die sich dem Holzkörper des Stammes anlegen. Damit tritt hier zum zweiten Mal der denkwürdige Fall auf, daß Proventivknospen keine durchgehende Verbindung mit dem Mark des Stammes besitzen.

Abb. 82: Schematische Darstellung der Entwicklungstypen proventiver Sproßanlagen
(Schraffiert: Holz, unschraffiert: Rinde)

Alle proventiven Sproßanlagen besitzen in ihrem Knospenbasismarkstrahl eine durchgehende Verbindung zum Mark, (durchgezogene Linie), die sich jährlich entsprechend dem Dickenzuwachs verlängert. Reißt sie in höherem Alter einmal ab, so können sich aus den in der Rinde verbliebenen Teilen der Knospenbasis eigenständige Holzkörper formen, die die Rinde mehr oder weniger stark nach außen vorwölben ("Rindenknollen") (ganz unten).

Erläuterung der einzelnen Typen:

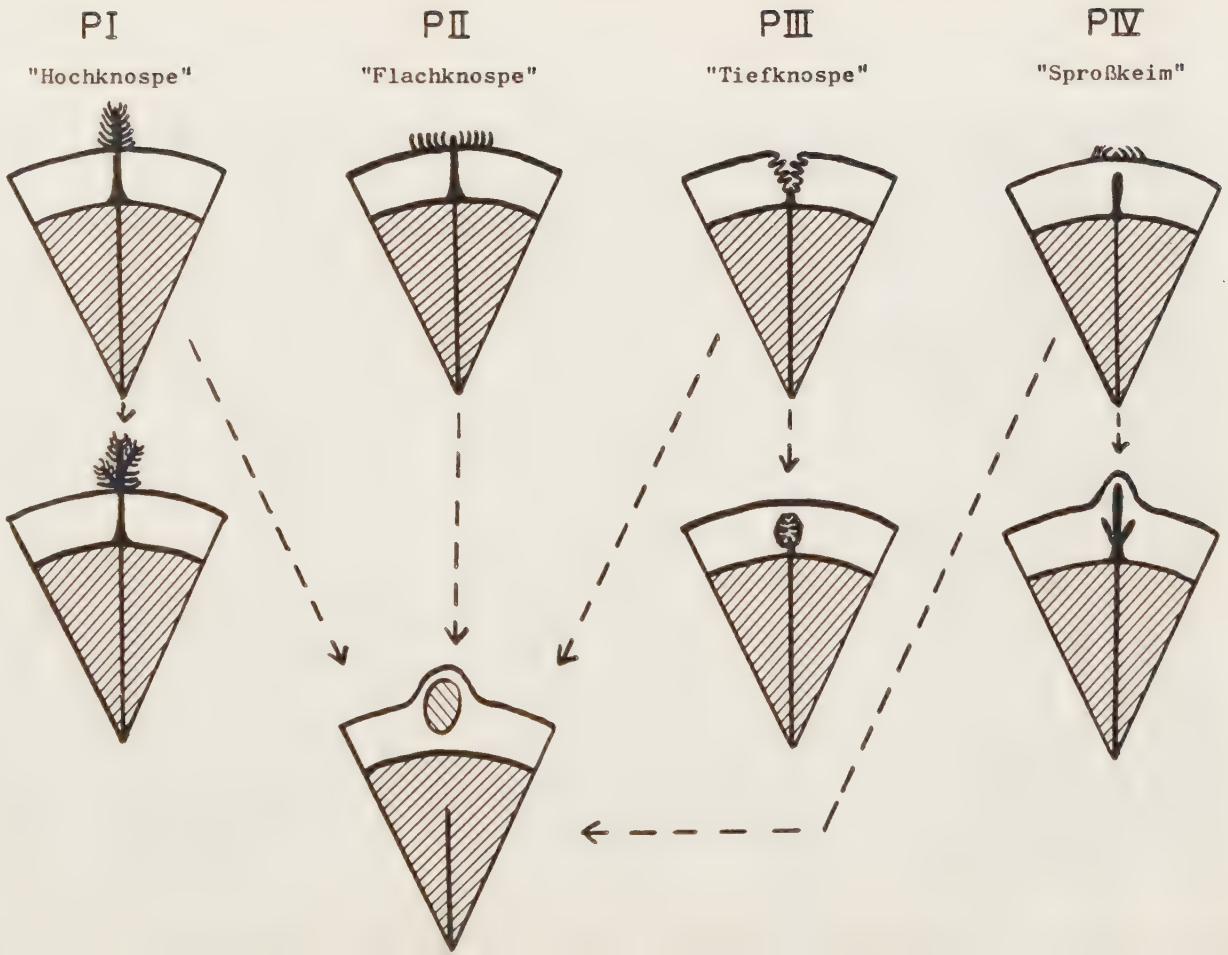
P I: "Hochknospe". Wachstum der Knospenbasis entsprechend dem Dickenzuwachs der Rinde. An der Spitze apikales Wachstum. Durch jährliche Neubildung von Blattanlagen am Vegetationskegel und Umwandlung früherer Blattanlagen in Knospenschuppen entstehen zahlreiche Lagen von Knospenschuppen. Weiterentwicklung: Entstehung von "Tochterknospen" in den Achseln von Knospenschuppen (unten).

P II: "Flachknospe". Wachstum der Knospenbasis entsprechend dem Dickenzuwachs der Rinde. Kaum apikales Wachstum. Die Knospenschuppen sitzen direkt dem Periderm auf und werden im Zuge des Dilatationswachstums der Rinde tangential auseinandergezogen.

P III: "Tiefknospe". Kaum Wachstum der Knospenbasis und kaum apikales Wachstum. Dadurch sinkt die Knospe im Zuge des sekundären Dickenwachstums der Rinde immer weiter in diese ein. Die älteren Blattanlagen werden dabei am Rand der entstehenden Rindeneinsenkung mit hoch geführt und differenzieren sich zu parenchymatischen Strukturen aus. Weiterentwicklung: Vollständiger Einschluß in die Rinde durch sekundäre Verwachsung der oberen Rindenränder oder Überdeckung durch eine geschlossene Borkenschicht (unten).

P IV: "Sproßkeim". Nach Absterben des apikalen Knospenteiles bildet sich aus dem verbliebenen Knospenbasismeristem ein eigenständiges, undifferenziertes Meristem.

Weiterentwicklung: Durch verstärktes Wachstum kann sich der Keim über die Rindenoberfläche hinaus verlängern. An seiner Seite können sich durch Abspaltung sekundäre Meristeme bilden (unten).


PI
"Hochknospe"
PII
"Flachknospe"
PIII
"Tiefknospe"
PIV
"Sproßkeim"

4.1.6. Ursprung, Entwicklung und Typisierung adventiver Sproßanlagen

Hinsichtlich der Entstehung von adventiven Wurzeln unterschied VAN DER LEK (1924) zwischen "Wundwurzeln", die sich nach Verletzungen aus Kallusgewebe herausdifferenzieren, und "morphologischen Wurzeln", die sich an der unverletzten Sproßachse bilden. Analog soll im folgenden bei den adventiven Sproßanlagen zwischen "Wundknospen" und "morphologischen Knospen" unterschieden werden.

A I: "Wundknospe" (vgl. Abb. 83)
Nach der ursprünglichen Ansicht von Th. HARTIG (1851, 1878) war die einzige Möglichkeit der Entstehung adventiver Knospen die Differenzierung aus Wundkallus und Überwallungsgewebe nach Verletzung, künstlicher Astung oder bei natürlich abgestorbenen Ästen. KORMANIK und BROWN (1967b) bestätigten in ihren Untersuchungen über Adventivknospen im Stammbereich mehrerer Laubbaumarten diese Auffassung im wesentlichen.

Auffälliger als am Stamm ist das Auftreten von Wundknospen indes bei Stockausschlag. Dieser entsteht ja nur teilweise aus proventiven Sproßanlagen im untersten Stammteil, die nach der Fällung des Baumes austreiben (vgl. ROTH und SLEETH 1939). Im anderen Fall liegt der Ursprung der Stockausschläge in Adventivknospen, die sich aus Kallusgewebe differenzieren, welches auf der Schnittfläche von dem Kambiumring des Stockes gebildet wird (Th. HARTIG 1878, TROLL 1959). Die aus diesen Knospen hervorgehenden Triebe haben zwar Verbindung mit Kambium und Rinde des "Mutterstockes", doch der unter ihrem Einfluß neugebildete Holzkörper schließt nicht an das Holz des Stockes an, sondern wächst in Form eines eigenständigen "Lohdenkeils" weiter (HARTIG 1851). Durch diese fehlende Verbindung mit dem Stockholz sind solche Adventivsprosse meist weniger lebensfähig als die aus proventiven Anlagen hervorgegangenen Ausschläge.

Auch an Wurzeln von Laubbäumen und krautigen Pflanzen können sich adventive Knospen aus Kallus um absterbende Seitenwurzeln herum oder nach Verletzung differenzieren (BEIJERINCK 1887, PRIESTLEY und SWINGLE 1929, VASSILEVSKAJA 1957, KORMANIK und BROWN 1967c,d, PETERSON 1975).

Auch bei der künstlichen "in vitro" Gewebekultur zur vegetativen Vermehrung von Gehölzen bildet das Gewebeexplanat auf dem Nährboden häufig zunächst eine unstrukturierte Kallusmasse, aus der sich dann sekundär Knospen (und Wurzeln) herausdifferenzieren können (WOLTER 1968, VENVERLOO 1973, CHALUPA 1974).

Wundknospen können sich sowohl endogen im Kallusgewebe bilden und erst nachträglich an die Oberfläche durchbrechen, als auch exogen aus den peripheren Oberflächenzellen des Kallus (Th. HARTIG 1878, SIMON 1908). Der Anschluß der initiierten Knospe an den neu gebildeten Holzteil wird jeweils durch sich sekundär aus Kalluszellen herausdifferenzierende Leitungsbahnen hergestellt (SIMON 1908).

Nach Th. HARTIG (1878) können Adventivknospen nur im Jahr der Entstehung des Wundkallus aus diesem hervorgehen. Eine Neubildung aus älterem Kallusgewebe scheint nicht möglich.

Einmal angelegt, können auch diese Knospen zunächst "schlafend" bleiben (STONE und STONE 1943a, KORMANIK und BROWN 1967b). Aus den Achseln ihrer Knospenschuppen können, wie bei den Proventivknospen, neue sekundäre Knospen entspringen (AARON 1946). Nie jedoch findet man bei solchen Adventivknospen eine durchgehende Verbindung bis zum Mark des Stammes, sondern diese endet immer an der Stelle der einstigen Verwundung.

Morphologische Knospen

Hier handelt es sich um Knospen, die ohne Verletzung sich aus normalen Geweben am Stamm herausdifferenzieren. Ihr natürliches Vorkommen im Stammbereich von Bäumen der gemäßigten Breiten ist bislang noch nicht beschrieben worden, doch gibt es an krautigen Pflanzen, Wurzeln und tropischen kaulifloren Bäumen gewisse vergleichbare Erscheinungen:
Bei krautigen Pflanzen entstehen adventive Knospen am Stengel aus epidermalen und subepidermalen Zellen, die sich zu Meristemen zurückdifferenzieren (HANSEN 1881, PRIESTLEY und SWINGLE 1929, CROOKS 1933, NAYLOR und JOHNSON 1937). Solcher Ursprung wurde auch bei "in vitro" Gewebekultur von Embryos, Kotyledonen und Hypokotylstücken von Koniferen nachgewiesen (CAMPBELL und DURZAN 1975, SOMMER et al. 1975, COLEMAN und THORPE 1977, ARNOLD und ERIKSSON 1978).

Häufiger als am Stengel entstehen adventive Knospen an Wurzeln krautiger Pflanzen. Hier kann der Ursprung liegen in Außenschichten der primären Rinde, primären Markstrahlen, dem Korkkambium, dem Perizykel, Wurzelachseln und schließlich gar in der Umwandlung des Vegetationspunktes der Wurzel (BEIJERINCK 1887, WILSON 1927, PRIESTLEY und SWINGLE 1929, RAUH 1937, BONNETT und TORREY 1966, PETERSON 1975). Im Gegensatz zur obigen exogenen Entstehung liegen hier also meist endogene Bildungen vor.

Bei Bäumen entstehen Wurzelknospen entsprechend aus dem Perizykel bei Robinia pseudoacacia (SEELIGER 1959) und Liquidambar styraciflua (KORMANIK und BROWN 1967c, d). An Populus tremuloides hingegen konnte der Ursprung adventiver Sproßprimordien aus dem Phellogen der Wurzelrinde nachgewiesen werden (BROWN 1935, SCHIER 1973a).

An jungen Wurzeln von Apfelbäumen zeigten SIEGLER und BOWMAN (1939) die Bildung von Knospen im äußeren Rin-

denbereich, während MAC DANIELS (1953) eine Entstehung auch aus dem Kambium und der inneren Rinde feststellen konnte.
Die Beobachtung von EULEFELD (1904) über das Auftreten beblätterter Triebe an entblößten Wurzeln von Fagus silvatica macht deutlich, daß spezielle Umweltbedingungen zur Induzierung von Wurzelknospen auch an Baumarten führen können, die normalerweise solche Strukturen nicht ausbilden. Im Gegensatz zu unserer heimischen Rotbuche vermehrt sich allerdings die nordamerikanische Fagus grandifolia häufig durch Wurzelbrut (WARD 1961, SMITH 1962).

Hinsichtlich der hier nun hauptsächlich interessierenden adventiven morphologischen Knospen im Stammbereich lassen sich zwei Entstehungstypen ausscheiden (vgl. Abb. 83):
A II: "Kambialknospe"
Die Knospe entsteht direkt aus Derivaten des Kambiums. Eine solche Bildungsweise zeigen Fraxinus excelsior und Ulmus carpinifolia; für Fagus silvatica und Populus trichocarpa wird ein entsprechender Mechanismus vermutet. Dabei differenziert sich bei der Esche (und Pappel) bereits im inneren Rindenbereich eine endogene Knospe, die eine deutliche Strukturierung von Vegetationskegel und Blattanlagen erkennen läßt. Bei Ulme (und Buche) hingegen scheint das Meristem zunächst nach außen durchzubrechen, so daß die wesentliche Entwicklung dort abläuft und auf diese Weise vorwiegend exogene Knospen entstehen.

Die so entstandenen adventiven Knospen treiben oft nach ihrer Entstehung nicht aus, sondern verbleiben, wie die Proventivknospen, unterdrückt in einem "schlafenden" Zustand.

Bei diesem Typ sind wahrscheinlich auch die Adventivknospen einzuordnen, die KORMANIK und BROWN (1967b) in einigen Fällen an Stämmen von Quercus spp. in Verbindung mit stark dilatierten Holzstrahlen beobachteten.

A III: "Parenchymknospe"
Die Knospe entsteht endogen aus remeristematisierten Parenchymzellen im Rindenbereich.

Diese Entstehungsart konnte bei der vorliegenden Untersuchung an Tilia platyphyllos beobachtet werden. Sehr ähnliche Verhältnisse wie bei der gehäuften Bildung endogener Knospen an der Linde stellte PUNDIR (1972, 1975) hinsichtlich der Entstehung von Blütenknospen bei den kaulifloren Bäumen Ficus glomerata Roxb. und F. pomifera Wall. fest. In beiden Fällen bilden sich die Knospen überwiegend aus Parenchymzellen in unmittelbarer Nähe älterer "schlafender" Achselknospen, der Gefäßstränge bereits abgestorbener Knospen oder ausgetriebener Zweige ("fertile regions").

Die Gefäßverbindung solcher neu angelegter endogener Knospen wird nach innen rückschreitend sekundär ausdifferenziert. Häufig wird diese Verbindung jedoch nicht direkt zum Stamm hin gebildet, sondern sie schließt an den Gefäßzylinder der Proventivknospe an, in deren Nähe sich die endogenen Adventivknospen häufen. Auf diese Weise entstehen Komplexe von "zusammengesetzten" Knospen.
Auch das Phänomen der seitlichen "Abzweigung" eines Meristems an der verholzten Basis einer Proventivknospe von Abies alba (Abb. 25) kann möglicherweise entsprechend durch die Bildung aus meristematisierten Rindenparenchymzellen und sekundären Anschluß an den alten Gefäßzylinder der Proventivknospe erklärt werden.

Bemerkenswert erscheint in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß bei solchen Anschlüssen von Adventivknospen an die Basis von Proventivknospen der allen bisherigen Anschauungen zuwiderlaufende Fall einer Adventivknospe mit durchgehender Verbindung zum Mark des Stammes auftritt.

Neben dem bevorzugten Auftreten in der Umgebung schon vorhandener Knospen können sich solche adventiven Strukturen jedoch auch an davon unabhängigen Stellen der Rinde entwickeln. So beschreibt THOMPSON (1944, 1952) an Ceratonia siliqua L. und Couroupita guianensis Aubl. die Bildung endogener Blütenknospen aus meristematisierten Parenchymzellen im äußeren Bereich primärer Baststrahlen. Entsprechend konnte ja auch bei Tilia eine Entstehung endogener Adventivknospen im Parenchym primärer Baststrahlen und der angrenzenden primären Rinde beobachtet werden (vgl. Abb. 43).

Solche, sich dann direkt mit dem Stamm verbindende Knospen, können nun ihrerseits ebenfalls wieder zum Ansatzpunkt zahlreicher sich um sie herum formierender neuer Knospen werden. Die zuerst gebildeten Knospen brechen schließlich auch nach außen durch.

Im Zusammenhang mit dieser Art der Blütenknospenbildung bei kauliflorен Bäumen prägte THOMPSON (1944) auch erstmalig diesen Begriff der "endogenen" Knospe. An Bäumen unserer gemäßigten Breiten waren solche Strukturen indes bislang völlig unbekannt. Im übrigen sei noch einmal deutlich hervorgehoben, daß diese endogen in der Rinde entstandenen Adventivknospen strikt zu trennen sind von denjenigen exogen entstandenen Proventivknospen, die erst sekundär von dem Rindengewebe überwachsen wurden (vgl. Abb. 12, 17, 20).

Eine Entstehung in der äußeren Rinde konnte auch bei künstlich induzierter Bildung von Adventivknospen an

jungen Bäumen beobachtet werden. Diese Methode wurde von DERMEN (1948) entwickelt, der adventive Knospen an den Internodien von 1-2jährigen Apfelbäumen erzeugte, indem er diese zurückschnitt und sämtliche noch verbliebenen Knospen entfernte. WELLENSIEK (1952) konnte diese Ergebnisse nachvollziehen und ähnliche Resultate auch an Birne, Buche, Birke und Eiche erzielen. BALDINI und MOSSE (1956) schließlich zeigten, daß durch die angewandte Behandlung in dem Rindenparenchym eine gesteigerte meristematische Aktivität auftritt, während die des Kambiums zum Erliegen kommt. Ausgehend von mehreren Zentren in der primären Rinde formt sich zunächst ein kugeliger Meristemkörper. Dieser kann ein apikales Meristem ausbilden, welches dann zum Ursprung einer nach außen durchbrechenden Knospe wird. Der Gefäßanschluß an den Holzkörper des Stammes wird dabei erst sekundär hergestellt (BALDINI und MOSSE 1956, DERMEN 1959).

Bildet sich aus dem Meristemkörper keine Knospe, so kann dieser auch verholzen und zu einem kugeligen "Sphäroblasten" werden (BALDINI und MOSSE 1956). Entsprechend kann der in der Rinde liegende kugelige Holzkörper bei Acer pseudoplatanus (Abb. 72) zweifellos ebenfalls als Verholzungsstadium einer mißlungenen adventiven Knospenbildung angesehen werden. Da der Holzkörper in diesem Fall allerdings nicht im äußeren, sondern im inneren Rindenbereich in unmittelbarer Kambiumnähe liegt, scheint eine Meristembildung aus dem Kambium (nach A II) hier wahrscheinlicher als aus dem Rindenparenchym.

Solche adventiv entstandene "Sphäroblasten" sind im übrigen sehr leicht mit den ähnlichen, aus der Verholzung der Basis abgestorbener Proventivknospen hervorgegangenen Strukturen (s.o.) zu verwechseln.

Abb. 83: Schematische Darstellung der Entwicklungstypen adventiver Sproßanlagen
(Schraffiert: Holz, unschraffiert: Rinde)

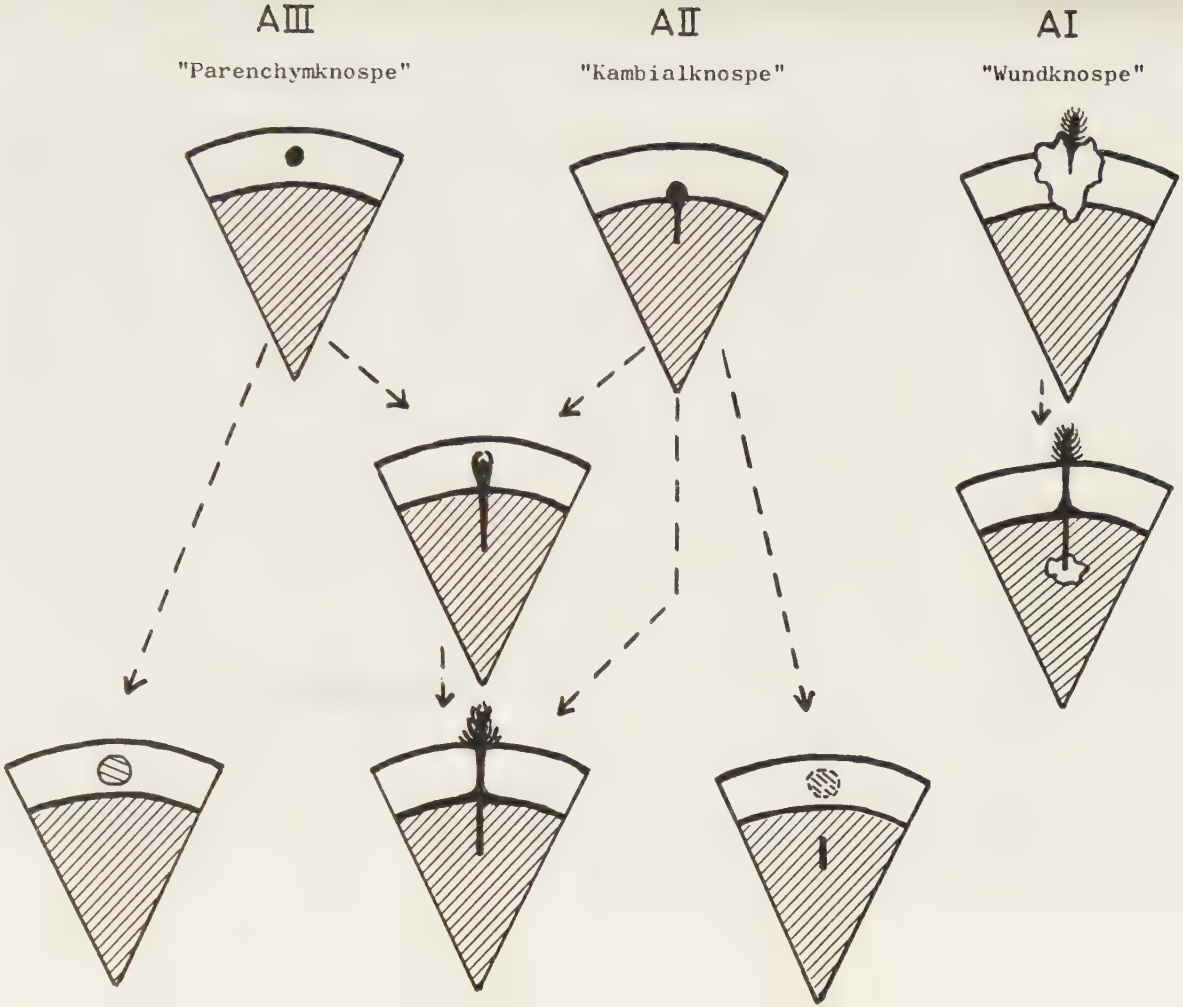
Adventive Sproßanlagen besitzen in der Regel keine durchgehende Verbindung zum Mark. Ihr Knospenbasisstrahl entspringt daher meist "de novo" im Holz.

Erläuterung der einzelnen Typen:

A I: "Wundknospe". Differenzierung aus Kallusgewebe nach Verletzung und beginnender Überwallung. Weiterentwicklung: Kann "schlafend" bleiben und einwachsen (unten).

A II "Kambialknospe". Zunächst Entstehung eines kleinzelligen Meristems aus dem Kambium. Weiterentwicklung: Bildung einer endogenen Knospe innerhalb der Rinde (links halb unten) oder Bildung einer exogenen Knospe außerhalb der Rinde (links ganz unten); Ausdifferenzierung des Meristems in Parenchym oder Verholzung (rechts unten).

A III: "Parenchymknospe". Zunächst Entstehung eines kleinzelligen Meristems aus remeristematisierten Zellen des Rindenparenchyms. Weiterentwicklung: Bildung einer endogenen Knospe, ggfs. deren Durchbruch nach außen (rechts unten); das Meristem kann auch zum "Sphäroblast" verholzen (links unten).


AIII
"Parenchymknospe"
AII
"Kambialknospe"
AI
"Wundknospe"

4.1.7. Ursprung und Entwicklung adventiver Wurzelanlagen

Wie bereits erwähnt, unterschied VAN DER LEK (1924) hinsichtlich der adventiven Wurzelbildung zwischen "Wundwurzeln" und "morphologischen Wurzeln". Diese Einteilung soll auch im folgenden zugrunde gelegt werden:

Wundwurzeln

Bei Stecklingen und Luftablegern holziger Pflanzen differenzieren sich Wurzeln häufig aus dem Basalkallus, der an der unteren Schnittfläche entsteht (SIMON 1908, MERGEN 1955, SATOO 1956, YIM 1961, CAMERON und THOMPSON 1969). Aber auch an älteren Bäumen konnte nach Verletzungen im Stammbereich unter feuchten Bedingungen die Bildung adventiver Wurzeln aus dem sich entwickelnden Wundkallus beobachtet werden (TUBEUF 1904, WEDDING 1904, WICHMANN 1926, NESBITT 1932, GIER 1945, NEUBAUER 1958). Die Wurzeln entspringen dabei immer endogen im Inneren des Kallusgewebes (SIMON 1908).

Morphologische Wurzeln

Hinsichtlich des Ursprunges adventiver Wurzeln am unverletzten Trieb differenziert VAN DER LEK (1924) zwischen solchen, die aus vorgeformten Wurzelkeimen gebildet werden und solchen, die sich aus normalen Rinden- oder Kambialzellen mit einer Prädisposition zur Wurzelbildung formen. Entsprechend unterscheidet HAISSIG (1974a) zwischen "präformierten" und "induzierten" Wurzel-Primordien.

"Induzierte" Wurzelanlagen an Stecklingen oder intakten Trieben krautiger und holziger Pflanzen können ihren Ursprung in verschiedenen Geweben haben:

- Epidermale und subepidermale Gewebe (an krautigen Pflanzen, gleiche Entstehung wie adventive Knospen) (HANSEN 1881, McVEIGH 1938).

- Äußerster Teil des primären Phloems ("Perizykel") (CARLSON 1929, PRIESTLEY und SWINGLE 1929, SANDISON 1934).
- Faszikulares Kambium (SMITH 1925, 1928)
- Interfaszikulares Kambium und Parenchym (Baststrahlbereich) (PRIESTLEY und SWINGLE 1929, CONNARD und ZIMMERMANN 1931, CARLSON 1933, CROOKS 1933, SMITH 1936, NAYLOR und JOHNSON 1937, HAMNER 1938, DELISLE 1940, BANNAN 1941, 1942a, b, 1950, MAHLSTEDE und WATSON 1952, SATOO 1956, GIROUARD 1967a, b, DALGAS 1973)
- Blatt- und Astspuren (SUDDS 1934a, b, SATOO 1956, DALGAS 1973)
- Knospenmeristeme und Knospenspuren (SUDDS 1934a, b, WEBER 1937, BANNAN 1942b, SWARTLEY 1943, SATOO 1956, KRAHL-URBAN 1958).

"Präformierte" Wurzelkeime können entsprechend entstehen. An jungen Trieben von Salix spp. und Populus spp. zeigen sich die ersten Ansätze der Keimbildung bereits etwa einen Monat nach dem Austrieb mit Einsetzen der sekundären Kambiumtätigkeit; der Ursprung liegt hier in interfaszikularen Kambiumzellen oder den von diesen frisch differenzierten Parenchymzellen eines primären Baststrahles, wobei sich insbesondere bei Salix spp. ein bevorzugtes Auftreten der Wurzelkeime an den Nodien abzeichnet (VAN DER LEK 1924, CARLSON 1938, 1950, BRAUN 1963, HAISSIG 1970a, SMITH und WAREING 1972a). Eine gleichartige Initiierung im Strahlbereich konnte auch bei der Entstehung sekundärer Wurzelkeime an älteren Stämmen von Salix alba und Populus trichocarpa im Rahmen der vorliegenden Untersuchung festgestellt werden. Bei der Pappel sind hier allerdings jeweils mehrere nebeneinanderliegende sekundäre Strahlen bei der Keimentstehung einbezogen, aus denen sich dann unter Mitwirkung der zwischenliegenden Kambialbereiche ein zusammenhängendes Meristem formt.

SWINGLE (1925, 1926, 1927) konnte die natürlich vorkommenden Anhäufungen von Wurzelanlagen bei Apfelbäumen ("burr-knots") ebenfalls auf eine Entstehung im Anschluß an primäre oder sekundäre Holzstrahlen, Blatt- und Astspuren zurückführen.

BORTHWICK (1905) fand bei seinen Untersuchungen über adventive Wurzelanlagen an Stämmen von Chamaecyparis lawsoniana, Thuja gigantea, Sorbus aucuparia, Ulmus, Acer und Malus den Ursprung gleichfalls immer im Kambialbereich von Strahlen. Im Holz zeigte sich dabei entsprechend ein immer breiter dilatierender Holzstrahl, an dessen Spitze im Rindenbereich das adventive Meristem sitzt. Diese Form der Keimbildung an dilatierten Strahlen wurde in der vorliegenden Untersuchung bei Acer pseudoplatanus, Ulmus carpinifolia und Fraxinus excelsior beobachtet (Abb. 51, 60). Bei Ulme und Esche konnte die Fähigkeit dieser Meristeme zur Wurzelbildung allerdings noch nicht bewiesen werden. Die bei Chamaecyparis lawsoniana gefundenen adventiven Meristeme, bei denen es sich wahrscheinlich um Wurzelkeime handelt, werden zwar auch zunächst im Bereich eines Strahles initiiert, jedoch greift die Bildung rasch auf den angrenzenden Kambialbereich über.

Im Gegensatz zu dieser bereits bekannten Form der Meristementstehung in Verbindung mit dilatierten Strahlen stehen nun die Beobachtungen bei Taxus baccata, Betula pendula und Fagus silvatica. Hier entstehen die adventiven Meristeme durch verstärkte radiale und einsetzende transversale Teilungen direkt aus den Fusiforminitialen des Kambiums. Dabei kann ein relativ breiter Bereich des Kambiums unter Einbeziehung mehrerer Strahlen unmittelbar zur Meristemformierung übergehen (Abb. 62, 63). Die Zellen des unterhalb des Meristems im Holz gebildeten "Parenchymstranges" haben in diesem Fall auch kaum mehr Ähnlichkeit mit den Parenchymzellen von Holzstrahlen, was besonders deutlich bei der Eibe wird (Abb. 79).

Die weitere Entwicklung von am jungen Trieb angelegten Wurzelkeimen kann nun darin bestehen, daß sich diese Anlagen mit den Jahren immer weiter ausdifferenzieren, so daß sich bereits innerhalb der Rinde eine Strukturierung in Wurzelhaube, Vegetationspunkt, Rinden- und Holzteil in Form einer jungen Wurzel ergibt (CARLSON 1950 bei Salix fragilis).

BRAUN (1963) konnte bei Populus spp. hingegen beobachten, daß der Wurzelkeim in einem weitgehend undifferenziert meristematischen Stadium verbleibt, durch basale Formierung eines "Holzhöckers" im Zuge des Dickenwachstums in seiner Position im Rindenbereich gehalten wird und schließlich bei einsetzender Borkenbildung durch ein Periderm nach außen abgeschnürt wird. An Stelle dieser "primären" Wurzelkeime bilden sich nun, bevorzugt in Borkenriß-Dilatationszonen, am älteren Stamm "sekundäre" Wurzelkeime, wie sie auch in dieser Arbeit beschrieben wurden.

Chamaecyparis und Taxus zeigen nach den vorliegenden Untersuchungen nun, daß die gebildeten Meristeme teilweise nur ein Jahr aktiv bleiben und dann sehr rasch parenchymatisch werden. Hier sind die Wurzelkeime ganz deutlich nicht als "Daueranlagen" oder Strukturen mit zumindest langsamer Erneuerungszeit, sondern als ständige Neubildungen ohne erkennbare äußere Anlässe aufzufassen.

Die vorliegende Arbeit beschreibt die Meristeme vorwiegend in einem Stadium, in dem sie von außen nicht oder kaum bemerkt werden können. Teilweise gelangen die Keime über ein solches Stadium gar nicht hinaus, sondern werden innerhalb der Rinde wieder "eingeschmolzen", wie dies bei Chamaecyparis und Taxus beobachtet wurde. Teilweise führen sie zu leichten Rindenanschwellungen, wie bei Fagus, Acer und Betula. BORTHWICK (1905), SWINGLE (1925, 1926, 1927) und WOLF (1913) berichten hingegen über die Form der mehrjährigen Wurzelanlagen als deutliche "Auswüchse".

Bemerkenswert erscheinen auch die unterschiedlichen Muster der Anordnung der Wurzelkeime. SWINGLE (1925, 1926, 1927) beobachtete an Malus stets ein lokal dicht gehäuftes Auftreten, bis zu über 100 in einem "Büschel". BRAUN (1960) stellte bei Populus spp. hingegen eine verstreute Verteilung fest. CARLSON (1950) bemerkte an Salix fragilis, daß nach und nach ober- oder unterhalb der ersten Keime neue Wurzelprimordien angelegt werden konnten. Eine entsprechende seriale Reihung der Wurzelkeime zeigt ja auch ältere Salix alba (vgl. Abb. 57, 68). Die bevorzugte Anordnung in horizontalen Reihen, wie sie bei Taxus und Chamaecyparis auffiel, war hingegen bislang noch nicht bekannt.

In den von BORTHWICK (1905) geschilderten, wie in den hier untersuchten Fällen, wurde gelegentlich spontaner Austrieb von Wurzeln aus den Anlagen festgestellt, die an der Luft jedoch bald wieder vertrockneten. Daß ein solcher Wurzelaustrieb auch an Birken und selbst 80-jährigen Buchen noch beobachtet werden konnte, widerlegt in Bestätigung der Arbeit von SACHS et al. (1964) die Ansicht von BEAKBANE(1961), daß starke Sklerenchymatisierung des Rindengewebes die Entstehung von Adventivwurzeln verhindere.

Die unter den Wurzelanlagen im Holz entstehenden dilatierten Holzstrahlen bzw. die teilweise verholzenden "Parenchymstränge" stehen wahrscheinlich mit verschiedenen Maserungsmustern des Holzes in Verbindung (z.B. "Vogelaugenahorn"), wie dies schon BORTHWICK (1905) vermutete. Lokale Anhäufung von Wurzelanlagen kann in gleicher Weise zur Bildung von "Maserkröpfen" führen wie die Häufung von Proventiv- oder Adventivknospen (BORTHWICK 1905, SWINGLE 1925, 1926, 1927). Die durch Parenchymatisierung von Anfangsstadien der Adventivwurzelbildung an Buche entstandenen Strukturen (Abb. 67) erinnern an die von KISSA (1900) als "Maserspieße"

beschriebenen Bildungen an Apfelbäumen. Diese Formen leiten schließlich über zu den als reine Markstrahlwucherungen unter Einfluß pathogener Faktoren entstehenden Auswüchsen, die JAEGER (1908) und SORAUER (1924) an Malus und Ribes beschrieben.

Abschließend sei noch auf die Frage eingegangen, inwieweit die strikte Unterscheidung zwischen "induzierten" und "präformierten" Wurzelanlagen auf die beobachteten Bildungen anzuwenden ist. Bei Populus, Salix und wahrscheinlich auch bei Taxus und Chamaecyparis deutet das regelmäßige Auftreten auf eine genetisch bedingte obligate Ausformung dieser Meristeme hin. Bei Betula hingegen ist weder ein genetisch bedingtes Muster noch ein äußerer induzierender Reiz erkennbar. Bei Acer und Fagus scheint die Schrägstellung zur Initiierung der Wurzelanlagen zu führen; da dieser Einfluß jedoch eigentlich nicht ein wurzelinduzierender Faktor wie etwa Feuchtigkeit, Dunkelheit oder Übererdung ist, ist die Unterscheidung "induziert" oder "präformiert" hier nicht eindeutig zu treffen.

4.1.8. Beziehungen zwischen proventiven und adventiven Sproß- und Wurzelanlagen

Proventive Anlagen:

Auf die Möglichkeit der Entstehung von Wasserreisern und Stockausschlag aus den "Sproßkeimen" bei Picea abies und Larix spp. wurde bereits hingewiesen. Da es sich bei diesen Strukturen jedoch um sehr undifferenzierte Meristeme handelt, erhebt sich die Frage, inwiefern unter bestimmten Umständen auch die Differenzierung von Wurzeln aus den selben Anlagen denkbar ist.

Obwohl selbst junge Stecklinge von Fichten sich ohne künstliche Behandlung nur sehr schwer bewurzeln, zeigen ältere Bäume nach Übererdung im unteren Stammbereich leicht und reichlich adventive Bewurzelung (FANKHAUSER 1900, TUBEUF 1904, MEYER 1938). Dies legt den Verdacht nahe, daß die Wurzeln sich nicht völlig neu aus dem normalen Kambialgewebe differenzieren, sondern bereits vorgeformten Meristemen entspringen. Dafür kommen jedoch nur die beschriebenen "Sproßkeime" in Frage. Diese Vermutung wird erhärtet durch die Beobachtung von BANNAN (1942b), daß an natürlichen Zweigabsenkern von Abies balsamea und Picea spp. die sich bildenden Adventivwurzeln ihren Ursprung immer in "schlafenden Knospen" hatten. Dabei muß offen bleiben, ob es sich tatsächlich noch um echte Knospen oder bereits um abgeleitete "Sproßkeime" handelte.

In der gleichen Arbeit berichtet BANNAN (1942b) auch über die Entstehung adventiver Wurzeln an Zweigabsenkern von Larix laricina. Hier konnte der Ursprung immer in unmittelbarer Nähe abgestorbener Kurztriebe nachgewiesen werden. BANNAN gelang es indes nicht, das genaue Gewebe zu ermitteln, dem die Wurzeln entsprangen. Es kann jedoch wohl kaum Zweifel bestehen, daß es sich dabei um die sich aus Meristemresten der abgestorbenen Kurztriebe entwickelnden "Sproßkeime" handelt.

Diese Erkenntnisse weisen bereits sehr deutlich auf eine undeterminierte, in zwei Entwicklungsrichtungen hin offene Natur dieser proventiven Meristeme hin. Der eindeutige Nachweis des bipotenten Wesens dieser Anlagen wird jedoch erst durch experimentelle Induktion sowohl von Sprossen als auch von Wurzeln aus den gleichen Anlagen zu erbringen sein.
Sollte sich die Fähigkeit der proventiven Meristeme zur Wurzelbildung bestätigen, so müßte man genaugenommen auch von "Proventivwurzeln" sprechen.

Adventive Anlagen:

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen konnte es zumindest wahrscheinlich gemacht werden, daß sich aus adventiven Wurzelanlagen bei Populus trichocarpa auch endogene Knospen entwickeln können. Bei Fagus silvatica wird ebenfalls gelegentliche Knospenbildung aus Wurzelanlagen vermutet.

Die an jungen Exemplaren von Fraxinus excelsior festgestellten Meristeme zeigen die gleiche Form wie Wurzelanlagen an jungen Trieben etwa von Populus oder Salix. Am älteren Stamm entwickeln sich daraus jedoch endogene Adventivknospen.

Die meristematischen Anlagen, aus denen bei Ulmus carpinifolia in einigen Fällen Sproßbildung beobachtet werden konnte, erinnern an die von BORTHWICK (1905) an dieser Baumart als Wurzelanlagen beschriebenen Strukturen. BORTHWICK fand selber auch an Maserkröpfen von Ulmus montana das gleichzeitige, miteinander vermischte Auftreten adventiver Knospen und Wurzelanlagen und vermutete einen Zusammenhang zwischen beiden Bildungen.

Diese Erkenntnisse weisen auch bei den adventiven Meristemen im Kambialbereich (Typ A II) auf eine undeterminierte, bipotente Natur hin. Ein endgültiger Beweis für diese Vermutung wird indes auch hier erst experimentell erbracht werden können.

Die Existenz von solchen zunächst indifferenten Meristemen, die sich in verschiedene Richtungen hin entwickeln können, ist vor allem von THOMPSON (1944) für Bäume postuliert worden, in besonderem Hinblick auf das Phänomen der Kauliflorie. Besser belegt ist das Vorkommen solcher Meristeme indes bei krautigen Pflanzen: BEIJERINCK (1887) faßte bei Untersuchungen an krautigen Pflanzen die Wurzel als metamorphisierten Blatt-

sproß auf. Ihm gelang es, durch entsprechende Umweltveränderungen aus Wurzelanlagen Sprosse und aus Sproßanlagen Wurzeln hervorzubringen.

HOWARD (1938) zeigte an Brassica oleracea, daß sich durch künstliche Hormonbehandlung sowohl Wurzeln wie auch Knospen aus den gleichen induzierten adventiven Meristemen hervorbringen ließen. Auch die normalerweise knospenerzeugenden (proventiven) Achselmeristeme konnten entsprechend zur Wurzelbildung veranlaßt werden.

EMERY (1954) stellte fest, daß bei Chamaerion angustifolium Sproß-Primordien an Wurzeln gelegentlich zu Wurzeln auswuchsen.

Eine zweiseitige Entwicklungspotenz von adventiven meristematischen Anlagen an Wurzeln von Armoracia rusticana fanden DORE (1955) und DORE und WILLIAMS (1956). Hier konnte sogar beobachtet werden, daß eine Hälfte des Meristems eine Knospe hervorbrachte, während die andere Hälfte zur Wurzel auswuchs. Das Verhältnis der aus diesen Anlagen entstehenden Knospen/Wurzeln konnte durch künstliche Hormongaben deutlich beeinflußt werden.

BONNETT und TORREY (1966) zeigten, daß an Wurzeln von Convolvulus arvensis adventive Knospenanlagen und Seitenwurzelanlagen nicht unterscheidbar sind und vermuteten ebenfalls die Existenz eines zunächst undeterminierten, bipotenten Primordiums.

Ausgehend von dem Konzept eines solchen undeterminierten Meristems können folgende Entwicklungsschritte ausgeschieden werden (vgl. DORE und WILLIAMS 1956):

1. Initiierung der Anlage (durch Remeristematisierung von Parenchymzellen oder weitergehend differenzierten Kambiumzellen).
2. Determination und Differenzierung (zur Wurzelanlage oder zur Knospe).
3. Austrieb.

Diese Entwicklungsschritte müssen durch unterschiedliche Faktoren gesteuert sein, da man alle Stadien in stabilem Zustand ohne Weiterentwicklung bei gleichbleibenden Umweltbedingungen antreffen kann.

Die hormonelle Steuerung scheint ohnedies die zentrale Rolle bei Differenzierungsvorgängen in verschiedene Richtungen hin zu spielen. Sie vermag strukturelle Determinationen von Anlagen sogar in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium umzukehren. So zeigten BRAND und VENVERLOO (1973) an Gewebekulturen von Populus, daß durch entsprechende Hormonbehandlung Knospenbildung noch nachträglich an der Spitze sich bereits entwickelnder Adventivwurzeln induziert werden kann. Um so mehr scheint eine entsprechende Umstimmung von so undifferenzierten, embryonalen Strukturen wie die beschriebenen proventiven und adventiven Meristeme denkbar.

Bei Knospen und Wurzeln, die sich aus dem gleichen Meristem entwickeln können, würde es sich demnach um homologe (= ursprungsgleiche) Organe handeln. Demgegenüber wären etwa Proventivknospen einerseits und Adventivknospen andererseits als analoge (= funktionsgleiche) Strukturen mit unterschiedlichem Ursprung aufzufassen.

Abschließend kann festgehalten werden, daß bei allen noch bestehenden Unklarheiten sich abzeichnet, daß Bäume vielfältige Möglichkeiten einer Differenzierung und Umdeterminierung von Anlagen besitzen, aus denen Sprosse, Wurzeln oder sonstige Strukturen hervorgehen können. Am weitestgehenden hat dies THOMPSON (1944) in der Einführung seiner Arbeiten über die Kauliflorie an Bäumen ausgedrückt: "... the characteristic organs of any living angiosperm - be they foliar or flowering shoots or roots or members of other categories - can spring alike from living body-tissues wherever the physiological conditions which they reflect respectively are fulfilled and sustained. According to this, a root, a

foliar shoot, or an inflorescence may be among the alternative products of any living tissue; the latter being initially "indifferent" as to the type of plant-member which it may bear".

In Abb. 84 sind in einer schematischen Übersicht noch einmal die verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten proventiver und adventiver Anlagen zusammengestellt.

Abb. 84: Schematische Zusammenstellung der unterschiedlichen Entwicklungsmöglichkeiten von proventiven und adventiven Anlagen
(Schraffiert: Holz, unschraffiert: Rinde)
W = Aus der gleichen Anlage ist wahrscheinlich auch die Entwicklung von Wurzeln möglich

Proventive Anlagen (mit durchgehender Verbindung zum Mark) von links nach rechts:

P I: "Hochknospe"

Wachstum der Knospenbasis und apikales Wachstum an der Spitze; zahlreiche Knospenschuppen. Weiterentwicklung: Bildung von "Tochterknospen" (rechts), Abriß der Verbindung und Formierung der Knospenbasis zum "Kugeltrieb" (unten); Bildung von adventiven endogenen Knospen um die Basis in der Rinde aus Parenchym (Typ A III) (links);

P II: "Flachknospe"

Wachstum der Knospenbasis, kaum apikales Wachstum. Weiterentwicklung: Abriß der Verbindung und Formierung eines Holzkörpers in der Rinde aus der Knospenbasis.

P III: "Tiefknospe":

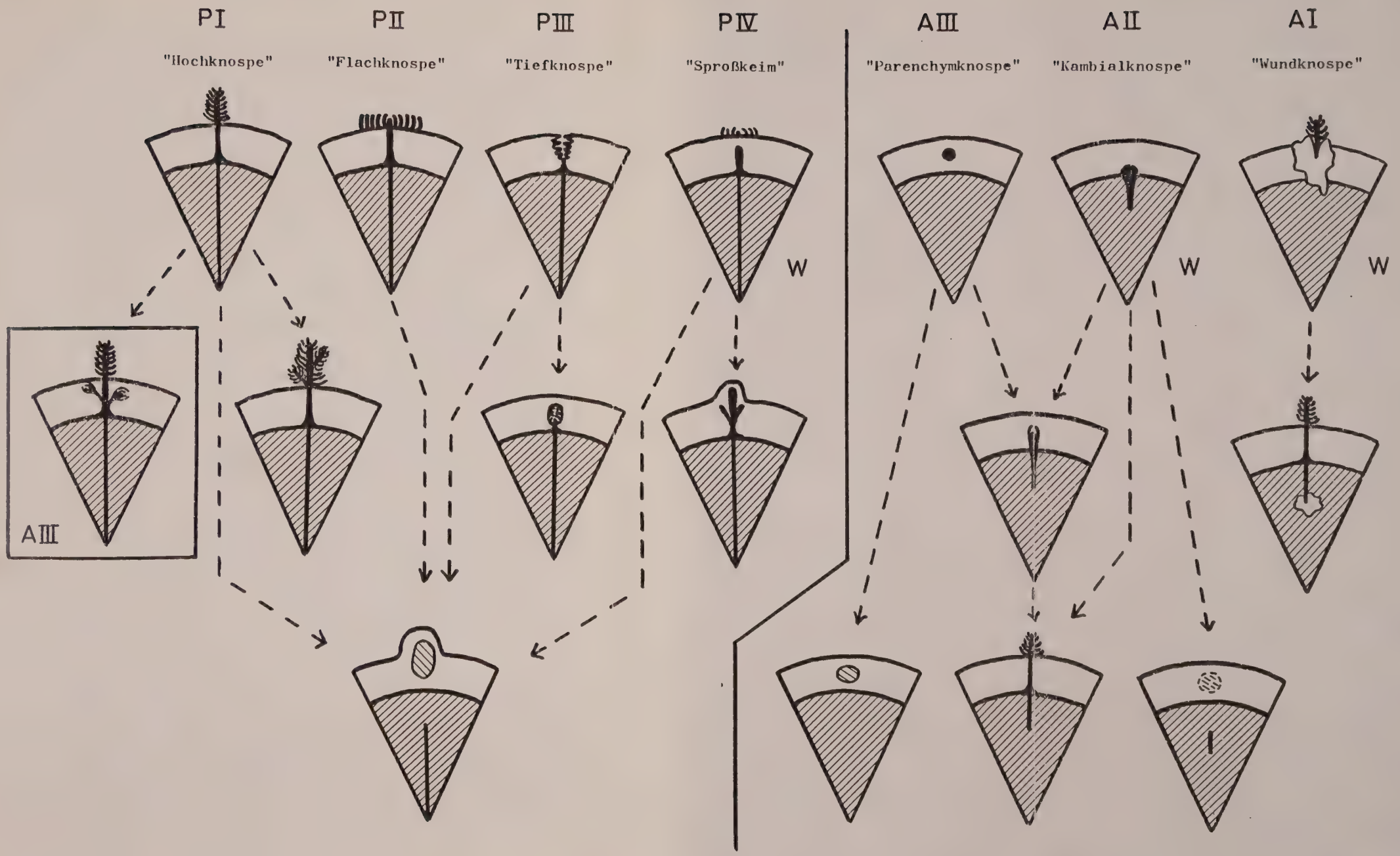
Kaum Wachstum der Knospenbasis und kaum apikales Wachstum ⟶ Einsinken der Knospe in die Rinde. Weiterentwicklung: Sekundäre Verwachsung der oberen Rindenränder oder Verkorkung ⟶ Hohlraum (unten), Abriß der Verbindung und Formierung eines Holzkörpers in der Rinde aus der Knospenbasis (unten links).

P IV: "Sproßkeim"
Aus Knospenbasismeristemen, oberer Knospenteil abgestorben. Weiterentwicklung: z.T. verstärktes Wachstum ⟶ Rindenausbuchtung;Bildung von Seitenmeristemen durch seitliche Abspaltung (unten). Abriß Verbindung ⟶ Verholzung(unten links).

Adventive Anlagen (ohne durchgehende Verbindung zum Mark) Von rechts nach links:
A I: "Wundknospe"
Differenzierung aus Kallusgewebe. Weiterentwicklung: Kann "schlafend" bleiben und einwachsen (unten).

A II:"Kambialknospe"
Bildung aus Kambialderivaten. Weiterentwicklung: Bildung von endogenen Knospen in der Rinde (links halb unten); Bildung von exogenen Knospen außerhalb der Rinde (links ganz unten); Ausdifferenzierung des Meristems in Parenchym oder Verholzung (rechts unten).

A III: "Parenchymknospe"
Bildung aus remeristematisiertem Rindenparenchym. Weiterentwicklung: Bildung von endogenen Knospen, ggfs. deren Durchbruch nach außen (unten rechts); Verholzung ⟶ "Sphäroblast" (links unten).


PI
"Hochknospe"
PII
"Flachknospe"
PIII
"Tiefknospe"
PIV
"Sproßkeim"
AIII
"Parenchymknospe"
AII
"Kambialknospe"
AI
"Wundknospe"
W
W
W
AIII

4.2. Physiologische Aspekte

4.2.1. Bedeutung hormoneller Einflüsse für die korrelative Hemmung von Sproßanlagen

In ihrem ruhenden Zustand sind die proventiven und vorgeformten adventiven Sproßanlagen entweder gar nicht sichtbar oder nur sehr unscheinbar. Ins Auge fallen sie erst, wenn sie am bisher astfreien Stamm austreiben. Daher stand bislang meist die Frage im Vordergrund, welche Einflüsse die Entfaltung der vorhandenen Anlagen förderten.

Es ist indes wohl als die normale Entwicklung einer Knospe anzusehen, daß diese austreibt. Bemerkenswerter ist also vielmehr die Tatsache, daß dieser Austrieb solange unterdrückt werden kann und die Sproßanlagen über Jahre hinweg in einem latenten Zustand verharren.

Der entscheidende Einfluß ist hierbei nun in einer korrelativen Hemmung der basal gelegenen Knospen durch die apikale Dominanz der wipfelwärtigen Triebe zu sehen. Wird diese korrelative Hemmung durch Entfernung des Wipfels an einem Baum aufgehoben, so treiben die bislang unterdrückten Sproßanlagen aus, völlig unabhängig etwa von einem Lichteinfluß auf den Stamm (BOOKS und TUBBS 1970). Eine extreme Form der Wipfelentfernung stellt die Fällung des ganzen Baumes dar; die dadurch erfolgte Aufhebung der apikalen Dominanz erklärt die Entstehung von Stockausschlag aus vorhandenen Sproßanlagen.

Eine Schwächung der apikalen Dominanz und damit erhöhte Austriebsbereitschaft bislang unterdrückter Knospen tritt auch nach Kronenverkümmerung infolge Unterdrückung oder Grundwasserabsenkung, sowie nach Schädigung durch Insektenfraß, Blattkrankheiten, Frost oder Immissionen und durch starkes Zurückschneiden auf.

Das Auftreten von Wasserreisern nach künstlicher Ästung ist wohl nur in der geringeren Zahl der Fälle auf eine Neudifferenzierung adventiver Knospen aus dem Überwallungsgewebe zurückzuführen. Vielmehr handelt es sich meist um das Austreiben der an der Basis eines Astes vorhandenen und dann in das Stammgewebe eingewachsenen proventiven Sproßanlagen, die auch hier nach Entfernung des sie durch apikale Dominanz unterdrückenden "Mutterastes" aus ihrer Latenz entlassen werden und Triebe bilden (MAC DANIELS 1953, CLARK 1955, BERNTSEN 1961, KORMANIK und BROWN 1969).

Auch lediglich eine Unterbrechung des Phloems durch Ringelung führt zu starker Wasserreiserbildung unterhalb der Ringelungsstelle (BÜSGEN und MÜNCH 1927, KORMANIK und BROWN 1969, NOEL 1970). Dies zeigt, daß der hemmende Einfluß mit dem Assimilatstrom aus dem Wipfel in die basalen Stammteile geleitet wird.

Die klassische "direkte" Theorie der apikalen Dominanz führte nun diese auf eine hohe Konzentration von Auxin zurück, das in den wachsenden Teilen der wipfelnahen Sprosse gebildet wird und, polar basalwärts geleitet, dort in supraoptimaler Konzentration das Austreiben der vorhandenen Knospen verhindert (THIMANN und SKOOG 1933, 1934, THIMANN 1937, SKOOG 1939). Eine wesentliche Neuerung erfuhr diese Ansicht durch die Entdeckung, daß Applikation von Kinetin auf unterdrückte Knospen die apikale Dominanz bricht und diese zum Austreiben veranlaßt. Dies legte einen Antagonismus zwischen Auxin und Cytokininen nahe und führte zur Vermutung, daß die Bedeutung des Auxins für die apikale Dominanz nur indirekt in einem hemmenden Einfluß auf Transport und Metabolismus der in den Wurzeln synthetisierten und apikalwärts geleiteten Cytokinine liegt. Erst der Mangel an diesen wuchsfördernden Hormonen würde dann direkt den Austrieb der Sproßanlagen verhin-

dern (WICKSON und THIMANN 1958, SACHS und THIMANN 1964, 1967, WOOLEY und WAREING 1972a, b, c, HALL 1973, MORRIS 1977).

RUDDAT und PHARIS (1966) zeigten, daß die apikale Dominanz auch durch Hemmung der Gibberellinsäure-Synthese aufgehoben werden kann. Die Rolle der Gibberelline bei der apikalen Dominanz kann wiederum durch deren fördernde Wirkung auf Transport und Verteilung des Auxins erklärt werden (JACOBS und CASE 1965, PILET 1965, SCOTT et al. 1967). Andererseits gibt es auch Hinweise, daß Gibberelline ebenfalls direkt antagonistisch gegen Cytokinine wirken (WOOLEY und WAREING 1972c).

Auxine und Gibberelline bewirken damit nur indirekt die korrelativen Hemmungen. Dies erklärt die Tatsache, daß, wenn unterdrückte Knospen durch Applikation von Cytokininen erst einmal zum Austrieb angeregt wurden, diese beiden Hormongruppen für die weitere Entwicklung nicht länger hemmende, sondern unbedingt notwendige wuchsfördernde Faktoren darstellen (SACHS und THIMANN 1967, WOOLEY und WAREING 1972c).

Gegen einen hemmenden Einfluß des Auxins waren andererseits auch schon früh Vorbehalte laut geworden. So postulierte SNOW (1937, 1940) statt dessen einen speziellen Hemmstoff, wobei das Verhältnis Auxin/Hemmstoff im einzelnen über das Überwiegen wuchsfördernder oder hemmender Wirkung entscheiden sollte. LIBBERT (1954) griff diese Theorie erneut auf. DÖRFFLING (1963, 1964) schließlich glaubte nach Untersuchungen an Ahorn, in dem "inhibitor β " den sowohl für die korrelativen Hemmungen im Rahmen der apikalen Dominanz als auch für die Winterruhe der Knospen verantwortlichen Hemmstoff gefunden zu haben. Dieser soll dabei aus den wachsenden jungen Blättern in die unterdrückten Knospen transportiert und dort akkumuliert werden, wo-

bei die hohen Konzentrationen in den wachsenden Geweben selbst durch entsprechend hohen Gehalt an fördernden Wuchsstoffen kompensiert würde.

Als Hauptbestandteil des "inhibitor β " konnte später Abscisinsäure festgestellt werden (MILBORROW 1967). BELLANDI und DÖRFFLING (1974) konnten entsprechend lokale Hemmungen durch Applikation von Abscisinsäure auf Seitenknospen erzielen. TUCKER und MANSFIELD (1972, 1973) stellten fest, daß basale Seitenknospen trotz sehr hoher endogener Cytokinin-Konzentrationen auf Grund der Anwesenheit von Abscisinsäure unterdrückt blieben. Nach Dekapitierung und Entblätterung von Zweigen konnte DÖRFFLING (1976) ein Absinken der Abscisin-Gehalte in gehemmten Knospen beobachten. Allerdings sieht er trotzdem die Abscisinsäure auf Grund ihrer relativ geringen Beweglichkeit als wenig geeignet für die Funktion als Korrelations-Hemmstoff an.

Eine Erklärung für die Hemmwirkung trotz geringer Mobilität und zugleich eine Verbindung mit der Auxin-Theorie liefern indes die jüngsten Untersuchungen von TUCKER und MANSFIELD (1973) und TUCKER (1977a, b, 1978), die ein lokales Auftreten und die Erhaltung der den Austrieb direkt hemmenden Abscisinsäure erst unter dem Einfluß hoher Auxin-Konzentrationen aus dem Wipfelbereich wahrscheinlich machen. Einen solchen stimulierenden Einfluß von Auxin auf den Abscisinsäuregehalt konnte ELIASSON (1975) auch für die korrelativen Hemmungen bei Populus tremula bestätigen.

Daß jedoch auch hier noch nicht alle möglichen Einflußfaktoren geklärt sind, zeigen die Untersuchungen von BLAKE und CARRODUS (1970), die aus Rinde und älteren Blättern von Eucalyptus einen bisher unbekannten Hemmstoff isolierten, bei dem es sich nicht um Abscisinsäure handelte, der jedoch die ruhenden Sproßanlagen der Lignotuber korrelativ hemmte.

Wie bei der indirekten Wirkung auf die Cytokinine zeichnet sich auch bei der Wirkung der Abscisinsäure ein wesentlicher Einfluß von Auxin ab. Diese zentrale Rolle des Auxins zeigt sich auch in der die apikale Dominanz aufhebenden und das Austreiben unterdrückter Sproßanlagen fördernden Wirkung von "Anti-Auxinen" wie Morphactinen (SCHNEIDER 1970), 2, 3, 5-Trijodbenzoesäure (TUCKER 1978) oder α-(p-chlorphenoxy)isobuttersäure (SCHIER 1975).

Insgesamt stellt das Phänomen der apikalen Dominanz also eine recht komplexe Wechselwirkung zwischen verschiedenen Hormongruppen dar, wobei sekundär auch Faktoren der direkten Nährstoffversorgung beteiligt sind. Im wesentlichen handelt es sich jedoch um einen indirekten Einfluß von Auxin auf fördernde (Cytokinine) und hemmende (Abscisinsäure u.a.) Phytohormone (vgl. auch die zusammenfassenden Darstellungen bei CHAMPAGNAT 1965, BROWN et al. 1967, GALSTON und DAVIES 1969, PHILLIPS 1975).

Diese, meist an krautigen Pflanzen gewonnenen, grundsätzlichen Erkenntnisse über das Wesen der apikalen Dominanz konnten auch in Anwendung auf die hier interessierende Erscheinung der Unterdrückung bzw. des Austriebes von Sproßanlagen im Stammbereich von Bäumen bestätigt werden. So gelang es BOWERSOX und WARD (1968) sowie VOGT und COX (1970), Stockausschlag bzw. die Wasserreiserbildung an Stammsegmenten bei Eichen durch künstliche Applikation von Auxinen beträchtlich zu reduzieren. HARRIS et al. (1971) vermochten an mehreren Baum- und Straucharten nach Entfernung von Wasserreisern und Wurzelausschlag am Stammfuß einen normalerweise daraufhin erfolgenden Wiederaustrieb durch Aufbringung von Auxin-analogen Wuchsstoffen weitgehend zu vermindern. WILSON (1979) fand an dekapitierten

Stammsegmenten von Acer pennsylvanicum eine Hemmung des Austriebs schlafender Knospen durch Indolylbuttersäure (Auxin), Abscisinsäure und Chlorcholinchlorid, während Trijodbenzoesäure (Anti-Auxin) den Austrieb deutlich förderte. Gibberellinsäure und Benzyladenin (Cytokinin) zeigten nur einen geringen förderden Effekt, führten jedoch zu einer weitaus kräftigeren Entwicklung der ausgetriebenen Wasserreiser.

Hinsichtlich der Wasserreiserbildung und Stockausschlag analogen Erscheinungen des Austriebes von Wurzelsprossen bei der Aspe konnten ähnliche Beobachtungen gemacht werden. Fördernd wirken Dekapitierung der Pflanze, Entfernung der Knospen, Abtrennung der Wurzeln vom Stamm, Ringelung der Wurzelrinde oder Applikation von Anti-Auxinen; gehemmt wird der Austrieb hingegen durch Auxine und Auxi-Derivate sowie durch Abscisinsäure (ELIASSON 1961, 1969, 1971a, b, c, FARMER 1962, SCHIER 1973b, 1975, STENEKER 1974).

Das bevorzugte Auftreten von Wasserreisern nach Freistellung könnte auf hormoneller Basis derart erklärt werden, daß Auxin die Neigung besitzt, sich aus besonnten Pflanzenteilen zurückzuziehen (LEOPOLD 1955). Die in diesen Bereichen dann niedrigere Hormon-Konzentration reicht nun für eine weitere Unterdrückung der Sproßanlagen nicht mehr aus und es kommt folglich zu deren Austrieb. Eine oft vermutete direkte Lichteinwirkung auf die Knospen könnte ja ohnehin nur bei den deutlich bis außerhalb der Rinde reichenden Knospentypen angenommen werden, da die anderen völlig vom Licht abgeschirmt sind. Allerdings erscheinen auch erstere durch ihre zahlreichen Knospenschuppen für einen direkten Lichtreiz wenig empfänglich. Immerhin konnte WAREING (1953) an photoperiodisch in den Ruhezustand versetzten normalen Knospen von Fagus silvatica nachweisen, daß die Knospenschuppen noch 0,7 % des von außen einfallenden

Lichtes durchlassen und daß diese geringe Intensität für eine Austriebsstimulierung des meristematischen Gewebes ausreicht. Trotzdem spielt sicherlich bei der Freistellung der oben erwähnte indirekte Effekt auf den Hormonhaushalt eine weitaus größere Rolle als direkte Lichtanregung.

WAREING und NASR (1961) und SMITH und WAREING (1964a) zeigten, daß normalerweise unterdrückt bleibende Knospen bei Horizontallage oder Umbiegung der Triebe austreiben, während die wipfelwärtigen kaum zur Entwicklung kommen. Hier wird die apikale Dominanz durch Umverteilung des Auxins sowie der Hemmstoffe und ihre Anreicherung an der Unterseite des Triebes unter dem Einfluß der Schwerkraft gebrochen, so daß die an der Oberseite gelegenen Knospen austreiben können (vgl. auch Kap. 4.2.2.). SMITH und WAREING (1964b) vermuteten bei diesem Phänomen noch die zusätzliche Mitwirkung eines von den Wurzeln ausgehenden, austriebsstimulierenden Faktors. WAREING (1970) gelang später entsprechend der Nachweis, daß sich in den horizontal gelegten oder gekrümmten Trieben unter dem Einfluß der Schwerkraft die Cytokinine an die Oberseite verlagern und so ein weiterer, direkt fördernder Einfluß gegeben ist. Durch diese Hormonverschiebungen ist auch die Erscheinung des Austriebes schlafender Knospen an umgestürzten oder schräg gestellten Bäumen zu erklären.

Nach BRAUN (pers. Mittlg.) zeigen einige Klone von Populus trichocarpa im ersten Jahr ein stark basiton gefördertes Wachstum der Seitentriebe, so daß zunächst ein buschiger Eindruck entsteht. Dies kann durch eine genetisch fixierte schwache apikale Dominanz der betreffenden Klone erklärt werden. Diese schwache apikale Dominanz reicht im weiteren Entwicklungsverlauf dann offensichtlich auch nicht aus, die im Stammbereich vorhandenen Sproßanlagen fortwährend zu unterdrücken. Dies

könnte die Erscheinung deuten, daß einige trichocarpa-Klone sehr stark zur Wasserreiserbildung neigen (vgl. SACHSSE 1975, 1976).

Erwähnt sei hier schließlich noch die von BACHELARD (1969) an Eucalyptus entwickelte Theorie eines Antagonismus zwischen Kambium-Aktivität und Austriebsbereitschaft unterdrückter Sproßanlagen. So besteht eine erhöhte Austriebsbereitschaft während Zeiten geringer Kambiumtätigkeit (Vegetationsruhe); hoher Gehalt des Gewebes an Wasser, Zucker, Mineralstoffen und Wuchshormonen (⟶ hohe Vitalität) verhindert das Austreiben, was auch durch künstliche Applikation dieser Stoffe an Stammsegmente nachgewiesen werden konnte. Mangel an diesen Faktoren, so z.B. Wassermangel durch Dehydrierung des Kambiums infolge Freistellung oder Unterdrückung, soll danach den Austrieb fördern.
WILSON (1979) konnte indes an Acer pennsylvanicum diese Theorie nur teilweise bestätigen.

Der Begriff "schlafende Knospe" oder "dormant bud" wird im allgemeinen wie im wissenschaftlichen Sprachgebrauch nun häufig nicht nur für die bislang besprochenen unterdrückten mehrjährigen Knospen im Stammbereich verwandt, sondern in gleicher Weise auch für normale Knospen an jungen Trieben im Stadium der Dormanz von ihrer Entstehung an bis zum Austrieb im nächsten Frühjahr. Es scheint daher an dieser Stelle notwendig, einige grundsätzliche Unterschiede zwischen diesen beiden Arten von Ruhezuständen herauszustellen.

Hinsichtlich der periodischen Knospendormanz können 3 Phasen unterschieden werden (DOORENBOS 1953, SAMISH 1954, WITKOWSKA-ZUK 1969a, b, 1970, WITKOWSKA-ZUK und KAPUSCINSKI 1969, WITKOWSKA-ZUK und KOZLOWSKA 1973, 1974):

a) Phase der korrelativen Hemmung (von Entstehung der Knospen bis etwa September). Während dieser Phase kann durch Entfernung der Blätter bzw. der Sproßspitze der Austrieb der Knospen hervorgerufen werden.

b) Phase der eigentlichen Winterruhe (September/Oktober bis Dezember). Hier kann ein Austrieb teilweise noch durch künstliche Mittel induziert werden (Warmbad, Äther, Verletzungen, Applikation von Gibberellinsäure, z.T. auch Cytokininen und Auxinen). In der Natur werden die in der Knospe auftretenden Hemmungen durch Kälteeinfluß allmählich abgebaut.

c) Phase der Quieszenz oder "unfreiwilligen Ruhe" (Januar bis Austrieb). Hier wird der Knospenaustrieb nicht durch endogene Hemmungen, sondern lediglich durch die ungünstigen Außenbedingungen verhindert.

Die Phase der korrelativen Hemmung der Knospen durch Einflüsse der Sproßspitze und der Blätter basiert dabei im wesentlichen auf den gleichen hormonellen Regelmechanismen wie die langjährige Unterdrückung von Sproßanlagen im Stammbereich durch die apikale Dominanz. Die weitere Entwicklung hin zur eigentlichen Winterruhe wird nun einerseits durch Verstärkung einiger dieser Faktoren bewirkt (Zunahme des Gehaltes an Abscisinsäure, Mangel an Cytokininen), andererseits setzen Vorgänge ein, die bei der Unterdrückung durch apikale Dominanz nicht mitwirken (Anhäufung phenolischer Hemmsubstanzen) bzw. dort sogar in gegensätzliche, den Ruhezustand aufhebende Richtung wirken (Mangel an Auxin und Gibberellinen) (EAGLES und WAREING 1963, 1964, KEFELI und KADYROV 1971, WAREING und SAUNDERS 1971, JONES 1973, MILBORROW 1974, HARRISON und SAUNDERS 1975, WRIGHT 1975, THAKUR 1977, NOODEN und WEBER 1978).

Entsprechend kann die Winterruhe von Gehölzknospen häufig durch Applikation von Gibberellinen, teilweise auch

von Cytokininen und Auxinen gebrochen werden (BORGSTRÖM 1939, LEIKE 1967, WAREING und SAUNDERS 1971, NOODEN und WEBER 1978). Während durch Cytokinine z.B. in gleicher Weise der Austrieb unterdrückter "schlafender" Knospen induziert werden kann, wirken bei diesen Knospen im Gegensatz zu denen in Winterruhe die Applikation von Gibberellinen und Auxinen hemmend, da es sich ja dabei um die für die korrelativen Hemmungen indirekt verantwortlichen Substanzen handelt. Hier besteht ein ganz gravierender Unterschied zwischen Winterruhe und Unterdrükkung durch apikale Dominanz, so daß der Ruhezustand der "schlafenden" Sproßanlagen im Stammbereich also keineswegs eine schlichte langjährige Fortsetzung des "Winterschlafes" wäre, den jede Knospe in der Regel zwischen Entstehung und Austrieb zu durchlaufen hat.

Nach SIMON (1906) lassen sich auch während der Haupt-Winterruhe, in der die normalen einjährigen Knospen selbst durch künstliche Mittel nur bedingt zu Austrieb gebracht werden können, mehrjährige Proventivknospen häufig relativ leicht zum Austreiben veranlassen. Teilweise kann dies schon durch Bringung in einen warmen Raum erfolgen, teilweise müssen erst noch gewisse korrelative Hemmungen durch Entfernung der einjährigen Großknospen beseitigt werden. Es scheint dabei, daß den unterdrückten Proventivknospen eine ausgeprägte Winterruhe also gar nicht zukommt, sie sich vielmehr während der gesamten Periode vom herbstlichen Laubfall bis zum frühjährlichen Wachstumsbeginn, in der die korrelativen Hemmungen gering sind, in einem Zustand der Quieszenz oder "gezwungenen Ruhe" befinden. SIMON (1906) unterscheidet demgemäß während der Vegetationsruhe die autogene Ruhe der einjährigen Großknospen von der aitiogenen Ruhe der mehrjährigen schlafenden Knospen.

Betrachtet man nun zusammenhängend die verschiedenen physiologischen Situationen, in denen sich mehrjährige proventive (und vorgeformte adventive) Sproßanlagen während des Jahresablaufes befinden, so ergibt sich folgendes Bild:
Während der Vegetationsperiode werden die Sproßanlagen durch die apikale Dominanz der wipfelwärtigen Triebe unterdrückt. Dies ist bewirkt durch hohe Auxin-Konzentrationen aus dem Wipfelbereich, die zunächst durch die schwellenden Knospen, später durch die wachsenden Sprosse erzeugt werden (ZIMMERMANN 1936, AVERY et al. 1937). Jedoch auch in alten Blättern können bis zum Ende der Vegetationszeit hohe Auxin-Gehalte gefunden werden (ELIASSON 1971b). SHELDRAKE und NORTHCOTE (1968) wiesen die Produktion von Auxin in absterbenden Blättern dabei direkt nach.
Während der Vegetationsruhe verharren diese Sproßanlagen dagegen weitgehend in einem lediglich durch ungünstige äußere Faktoren bedingten Zustand der Quieszenz, da ihnen ja nur bedingt eine endogene Winterruhe zukommt (s.o.) und andererseits durch den sehr geringen Auxin-Gehalt der Knospen im Wipfelbereich nur wenig korrelative Hemmungen wirksam sind (ZIMMERMANN 1936, AVERY et al. 1937). Selbst unter den andersartigen klimatischen Bedingungen in Australien konnte BLAKE (1972) entsprechend an Sproßanlagen bei Eucalyptus (Lignotuber) eine temperaturabhängige Variation des Gehaltes an hemmenden und fördernden Hormonen im Jahresverlauf feststellen: im Sommer war die apikale Dominanz am stärksten, im Winter am geringsten.

Die einzigen Zeitpunkte, zu denen eine gewisse Wachstumsaktivität der unterdrückten Sproßanlagen möglich ist, bestehen im Frühjahr vor dem Austrieb und im Herbst nach dem Laubfall, wobei dann jedoch meist die äußeren Umweltbedingungen bereits zu ungünstig für einen Wachs-

tumsprozeß sind. Es bleibt das Frühjahr in dem Zeitraum, in dem die Witterungsbedingungen schon einen gewissen Wuchs zulassen, jedoch bevor durch Austrieb der Knospen in der Krone erneut die starke apikale Dominanz wirksam wird. In diesem Zeitraum finden dann auch tatsächlich diejenigen beschränkten Wachstumsvorgänge statt, die zu dem Bild der Proventivknospe mit den zahlreichen, sich jedes Jahr auf Grund der Umwandlung vorjähriger Blattanlagen und der Neubildung von Blattanlagen ergebenden Knospenschuppen führen (vgl. CHURCH und GODMAN 1966). In diese Periode fallen zweifellos auch die Bildungen von "Tochterknospen" in den Achseln der Knospenschuppen von älteren Proventivknospen.

4.2.2. Bedeutung hormoneller Einflüsse für adventive Differenzierungsvorgänge

Zur Darstellung der hormonellen Steuerung adventiver Sproß- und Wurzelbildung sei zunächst auf die Erfahrungen im Rahmen künstlich beeinflußter Differenzierungsvorgänge bei Gewebekulturen hingewiesen (WOLTER 1968, BRAND und VENVERLOO 1973, VENVERLOO 1973, CHALUPA 1974, CAMPBELL und DURZAN 1975, CHENG 1975, ARNOLD und ERIKSSON 1978, 1979): Auxin bewirkt die Anlage von Wurzeln, hemmt jedoch die von Knospen. Diese wiederum entstehen nur auf Auxin-armem Medium unter dem Einfluß von Cytokininen, die ihrerseits die Entstehung von Wurzeln hemmen. Hier zeigt sich wieder der schon bei der apikalen Dominanz besprochene Antagonismus Auxin-Cytokinine.

Es bestehen hierbei nun deutliche Unterschiede in der hormonellen Regulierung der Induzierung einer Anlage einerseits und der weiteren Ausformung andererseits. So zeigen Erkenntnisse bei der Gewebekultur von Nadelbäumen, daß sich unter dem Einfluß von Cytokininen zwar zahlreiche adventive Knospenanlagen differenzieren, für

deren weitere Entwicklung zu voll ausdifferenzierten Knospen jedoch eine Überführung auf Cytokinin-freies Medium erforderlich ist (CAMPBELL und DURZAN 1975, CHENG 1975, ARNOLD und ERIKSSON 1978, 1979). Umgekehrt weist BURSTRÖM (1953) allgemein darauf hin, daß hohe Auxin-Konzentrationen zwar die Anlage, nicht aber zugleich auch die weitere Ausdifferenzierung von Wurzeln fördern.

Hinsichtlich der Bedeutung der Gibberelline ist zu bemerken, daß sie zwar die Zellteilungen im Rahmen einer undifferenzierten Kallusentwicklung stark stimulieren, aber jegliche Differenzierung sowohl von Knospen als auch von Wurzeln irreversibel unterdrücken (DIGBY et al. 1964, MURASHIGE 1964, 1965, NITSCH und NITSCH 1967, REINERT und BESEMER 1967, HEIDE 1969).

Diese Erfahrungen in Gewebekultur konnten auch an ganzen holzigen Pflanzen oder Teilen davon bestätigt werden. So zeigte SALOMON (1976) an dekapitierten Citrus-Sämlingen einen fördernden Einfluß eines Cytokinins auf die Bildung adventiver Knospen, während Auxin, Gibberellinsäure und Abscisinsäure diesen Vorgang hemmten. Bei Stecklingen stimulieren Auxin und Abscisinsäure die Wurzelbildung, Cytokinine und Gibberellinsäure unterdrücken sie (SCHMID und MEIER 1971, HICKS 1972, ERIKSEN 1974).

So vermuten etwa OKORO und GRACE (1978) auch, daß die von ihnen festgestellten höheren endogenen Cytokinin-Konzentrationen in Populus tremula im Vergleich zu P.x euramericana für die weitaus geringere Bewurzelungsbereitschaft ersterer im Vergleich zu der leichten Bewurzelbarkeit letzterer verantwortlich sind.

An Pappel-Stecklingen mit präformierten Wurzelanlagen konnte eine deutliche Förderung der Wurzelbildung durch die austreibenden Knospen (Auxin-Quelle!) beobachtet werden, während die Knospen in der Zeit der Winterruhe die Neigung zur Wurzelbildung negativ beeinflußten (VAN DER LEK 1924, 1934, SMITH und WAREING 1972a, b).

Die Neudifferenzierung von Knospen wird demnach im wesentlichen von den gleichen Faktoren bewirkt, die den Austrieb bereits vorhandener Knospen fördern (Cytokinine, Mangel an Auxin), während die den Austrieb hemmenden Einflüsse (Auxin, Abscisinsäure, Mangel an Cytokininen) die Bildung von Wurzeln anregen.

In gewisser Hinsicht müssen sich indes die Bedingungen für Neubildung und Austrieb von Knospen unterscheiden. Ansonsten wäre die Tatsache nicht zu erklären, daß es in einer Reihe von Fällen (z.B. Fraxinus, Tilia) zwar zur Neuentstehung adventiver Knospen kommt, die aber nicht austreiben, sondern ebenfalls lange Jahre unterdrückt in einem latenten Zustand verharren können. Da ohne das Vorhandensein von Cytokininen kaum eine Neudifferenzierung von Knospen zu erwarten wäre, muß am Ort der Entstehung eine relativ hohe Cytokinin-Konzentration herrschen. Daher kann vermutet werden, daß der Austrieb der gebildeten Adventivknospen weniger durch einen Mangel an Cytokininen als vielmehr durch Abscisinsäure gehemmt wird.

Die genauen Steuerungsmechanismen nun, die etwa das Kambium veranlassen, an bestimmten Stellen durch vermehrte Teilungstätigkeit Wurzel- (oder Sproß-) Anlagen zu bilden, sind bislang nicht vollständig bekannt. Die normale Teilungstätigkeit des Kambiums wird durch Auxin, stärker jedoch noch durch Gibberellinsäure angeregt; die weitere Ausdifferenzierung der Kambialderivate tritt dabei nur unter Auxin-Einfluß auf (BRADLEY und CRANE 1957, WAREING 1958, WAREING et al. 1964, DIGBY und WAREING 1966). Man muß dabei unter natürlichen Bedingungen eine sehr genaue Regulierung der Hormone, insbesondere des Auxins, im Kambialbereich annehmen, die eine normale Entwicklung von Xylem und Phloem gewährleisten. Nach SHELDRAKE (1971) wird das Auxin im sich neu differenzierenden Xylem gebildet und es

entsteht zum Kambium und zum Phloem hin ein fallender Auxin-Gradient. Sowohl diese Auxin-Verteilung als auch die angeführte normalerweise genaue Differenzierungs-Regulierung macht nach HAISSIG (1974a) eigentlich eine Entstehung von Wurzelprimordien, die am älteren Stamm sich aus dem Kambium nach außen hin entwickeln, wenig wahrscheinlich. Die Beobachtungen zeigen jedoch, daß auch am älteren Stamm jederzeit eine Differenzierung solcher Meristeme möglich ist.

Auxin, endogen erzeugt oder von außen appliziert, kann nun in keinem Fall allein in einer beliebigen Zelle die Initiierung einer meristematischen Anlage hervorrufen. Die betreffenden Zellen müssen sich vielmehr schon vorher in einem prädisponierten Zustand befinden. Diese Prädisposition wird wahrscheinlich von Auxin-Synergisten bewirkt, die phenolischer Natur sind (HAISSIG 1974b).

In solchen prädisponierten Zellen kann Auxin nun die Entwicklung eines Meristems induzieren. HAISSIG (1970, 1972) wies an Salix fragilis nach, daß Herabsetzung der endogenen Auxin-Konzentration im Sproß durch Dekapitierung, Entfernung der Knospen oder Applikation von Trijodbenzoesäure zu einer wesentlich geringeren Neubildung von Primordien führte. Zudem differenzierten sich meristematische Zellen bereits gebildeter Wurzelprimordien zu Parenchymzellen aus. Künstliche Applikation von Auxin konnte diesen Vorgang wieder rückgängig machen. Mit der weiteren Entwicklung nach der anfänglichen Initiierung wird die Wurzelanlage schließlich in zunehmendem Maße unabhängig von dem basipetal aus dem Wipfelbereich herantransportierten Auxin, da durch die Zellteilungen des meristematischen Gewebes in der Anlage dann selbst genug Auxin erzeugt wird, um das weitere Vermehrungswachstum aufrecht erhalten zu können. Nach HAISSIG (1972) beruht der negative Einfluß der Gibberellinsäure auf die Bewurzelung nicht in einer Einwirkung auf die Initiierung der Wurzelanlage,

sondern in einer Hemmung der Zellteilung in den bereits entstandenen Primordien. Dies, obwohl durch die Gibberellinsäure gleichzeitig die Zellteilungen des Kambiums stimuliert werden. Neben diesen Hormonen spielen schließlich auch noch Faktoren des allgemeinen Stoffwechsels für die Anlage und Entwicklung solcher Primordien eine Rolle (HAISSIG 1974c).

Diese Erkenntnisse erscheinen besonders interessant mit Hinblick auf das Phänomen einer ständigen Neubildung und "Wiedereinschmelzung" von meristematischen Anlagen, wie dies bei Chamaecyparis lawsoniana und, weniger ausgeprägt, bei Taxus baccata beobachtet wurde. Die Tatsache, daß hier nach Erreichen einer bestimmten Entwicklungsstufe sich die meristematischen Zellen zu Parenchymzellen ausdifferenzieren, läßt auf ein Absinken der endogenen Auxin-Konzentration schließen. Wenig verständlich erscheint dieser Vorgang allerdings unter dem Gesichtspunkt, daß nach HAISSIG zu dem betreffenden Zeitpunkt die Primordien ihren Auxinbedarf bereits durch Eigenproduktion decken können (s.o.). Offenbar tritt hier ein anderer Faktor auf (Gibberellin?), der die weitere Zellteilung verhindert und damit eine Selbstversorgung mit Auxin ausschließt. Zudem muß man natürlich annehmen, daß der zur ursprünglichen Initiierung der Anlagen führende Stimulus durch lokale Anreicherung basalwärts geleiteten Auxins nur recht kurzfristig wirkt und damit auch nicht zur Aufrechterhaltung des Meristems beitragen kann.

Das gehäufte Auftreten aufeinanderfolgender Anlagen an bestimmten Stellen (vgl. Abb. 75) läßt auf eine periodische Wiederholung des initiierenden Einflusses an bestimmten bevorzugten Stellen des Stammes schließen. Bemerkenswert ist neben dieser Tatsache einer zeitlichen Wiederholung an denselben Punkten die Erscheinung des gemeinsamen Auftretens zahlreicher Anlagen in gedrängten horizontalen Reihen bei Taxus und Chamaecyparis. Analog ist die vertikale Reihung der Wurzelprimordien

bei Salix zu erwähnen. Während BRAUN (1960) bei der regelmäßig verstreuten Anordnung der Wurzelkeime von Populus noch ihre Entstehung nach "Selbstinduktion mit Sperreffektcharakter" (BÜNNING 1953) erklären konnte, muß man hier den gegenteiligen Fall, nämlich die bevorzugte Entstehung neuer Anlagen in unmittelbarer Nachbarschaft schon vorhandener, annehmen. Die hormonellen Grundlagen solcher Musterbildungen können jedoch gegenwärtig noch nicht abgeleitet werden.

Hinsichtlich der vermuteten Möglichkeit einer alternativen Entstehung von Knospen oder Wurzeln aus denselben Anlagen kann wohl davon ausgegangen werden, daß für die Entstehung eines Meristems im Kambialbereich grundsätzlich eine Einwirkung von Auxin erforderlich ist. Über die weitere Entwicklung entscheidet dann der Verlauf der Hormon-Konzentrationen: Bleibt der Auxin-Gehalt hoch, so wird die Anlage zum Wurzelprimordium determiniert und dahingehend weiter ausdifferenziert; sinkt die Auxin-Konzentration nach der Meristeminitiierung ab, so können sich Sproßanlagen entwickeln (HOWARD 1938, DORE und WILLIAMS 1956). Da, wie oben angeführt, eine alleinige Verminderung des verfügbaren Auxins nur zu einer Ausdifferenzierung der Meristemzellen in Parenchym führt, muß hier wohl eine indirekte Wirkung in Hinblick auf die verminderte Blockierung der Cytokinine angenommen werden, die dann ihrerseits direkt die Knospenbildung bewirken.

Ein entsprechender knospeninduzierender Einfluß von Cytokininen nach Wegfall ihrer Hemmung durch Auxin spielt sicher auch bei der von DERMEN (1948, 1959), WELLENSIEK (1952) und BALDINI und MOSSE (1956) angewendeten Methode zur Erzeugung von adventiven Knospen eine große Rolle. Durch Entfernung der Knospen fällt hier die Haupt-Auxinquelle aus, das Kambium stellt seine Teilungstätigkeit daraufhin ein und die meriste-

matische Aktivität verlagert sich in den äußeren Rindenbereich, wo sich schließlich die adventiven Knospen herausdifferenzieren. Auch die Entstehung von Sprossen aus adventiven Meristemen bei Ulme (die möglicherweise ursprünglich Wurzelanlagen darstellen) nach Absterben der Krone durch das Ulmensterben und damit Wegfall der Auxinquelle ließe sich so erklären.

Im Hinblick auf das Auftreten adventiver Wurzelanlagen bei Fagus silvatica oberhalb von Stammwunden ist die Erklärung durch eine Stauung und demzufolge Anhäufung von basipetal aus dem Wipfel geleiteten Auxin infolge Unterbrechung der Phloemleitung naheliegend. Dieses Phänomen macht man sich ja in gleicher Weise bei der Induzierung von Wurzel oberhalb eines Ringelungsschnittes bei der vegetativen Vermehrung durch Luftableger zu Nutzen (vgl. FRÖHLICH 1957).

Schwieriger zu erklären ist die Entstehung von Wurzelanlagen an schräg geneigten Stammteilen bei Fagus silvatica und Acer pseudoplatanus ohne jeden erkennbaren äußeren Einfluß. Hier erhebt sich die Frage, inwiefern etwa schwerkraftinduzierte Verschiebungen im Hormongleichgewicht zur Deutung herangezogen werden können. Einflüsse der Gravitation auf die Hormone in Bäumen sind nun in Verbindung mit der Erscheinung der Druck- bzw. Zugholzbildung an schräg gestellten Stämmen bzw. Ästen eingehend untersucht worden. Bei Nadelhölzern konnte durch Applikation von Auxin auf eine Sproßseite dort deutliche Druckholzbildung induziert werden; Antiauxine verhinderten hingegen die Entstehung von Druckholz an geneigten Sprossen (WERSHING und BAILEY 1942, BLUM 1971). Dies macht eine Erklärung der Druckholzbildung durch Annahme einer Anreicherung von Auxin an der Unterseite schräg gestellter Stämme wahrscheinlich.

Bezüglich der Zugholzbildung an Laubbäumen trat bei Applikation von Auxin auf der gegenüberliegenden Sproßseite Zugholz auf (CASPERSON 1965, BLUM 1971). Durch Aufbringung des Anti-Auxins Trijodbenzoesäure konnte andererseits auch direkt Zugholz erzeugt werden (CRONSHAW und MOREY 1965, KENNEDY und FARRAR 1965, MOREY und CRONSHAW 1968). Dies deutet neben anderen Beobachtungen darauf hin, daß bei Laubbäumen nicht, wie bei Nadelbäumen, die absolut höhere Auxin-Konzentration an der Unterseite schräg stehender Stämme, sondern vielmehr der relative Auxin-Gradient zwischen Ober- und Unterseite für die Entstehung von Reaktionsholz maßgebend ist (CASPERSON 1965, 1968, BLUM 1971).

Einen tatsächlichen lateralen Transport von Auxin unter dem Einfluß der Schwerkraft auf die Unterseite horizontal gelegter Avena-Koleoptilen wiesen GILLESPIE und THIMANN (1961) mit Hilfe radioaktiv markierter β-Indolylessigsäure nach.

Bei horizontal gebeugten jungen Stämmen von Populus robusta konnten LEACH und WAREING (1967) deutlich höhere Auxin-Konzentrationen an der Stamm-Unterseite feststellen. Zugleich war die Konzentration von Hemmstoffen ("β-inhibitor" und catechol) an der Unterseite weit größer als an der Oberseite. Unter Einfluß dieser schwerkraftbedingten Hormonverschiebungen wurden an der Unterseite der Stämme dabei fast doppelt so viele Wurzelkeime gebildet wie an der Oberseite.
Alle diese Erkenntnisse weisen darauf hin, daß auch das im Rahmen der hier vorliegenden Untersuchungen festgestellte Auftreten von adventiven Wurzelanlagen an schräg stehenden Stämmen mit einer durch Schwerkraft induzierten Anreicherung von Auxin an der unteren Stammseite erklärt werden kann. Dies scheint zumindest der hauptsächlichste, wenn wahrscheinlich auch nicht der einzigste Faktor zu sein. Die Schrägstellung eines Baumes führt demnach nicht nur zu Reaktionsholzbildung, sondern kann unter gewissen Umständen zugleich eine organinduzierende Wirkung ausüben.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden anatomische Untersuchungen über das Vorkommen, den Ursprung, die Struktur und die Entwicklungsformen von Sproß- und Wurzelanlagen im Stammbereich verschiedener Laub- und Nadelbäume durchgeführt. Dabei ergaben sich folgende Resultate:

1.)Bei den proventiven (= schon am primären Trieb angelegten, aber nicht ausgetriebenen) Sproßanlagen lassen sich drei Ursprungsmöglichkeiten unterscheiden:

a) Achselknospen am basalen Teil eines Triebes, die auf Grund der apikalen Dominanz nicht austreiben.

b) Kollaterale Beiknospen, in den Achseln der Knospenschuppen einer normalen Seitenknospe entstehend.

c) Seriale Beiknospen, aus dem selben Achselmeristem wie die Hauptknospe hervorgegangen.

2.)Hinsichtlich der Entwicklungsformen im Verlauf des sekundären Dickenwachstums der Sproßachse können vier verschiedene Typen unterschieden werden, zwischen denen es in der Natur jedoch Übergangsformen gibt (Abb. 82, 84):

P I "Hochknospe": Wachstum der Knospenbasis entsprechend dem Dickenzuwachs der Rinde und apikales Wachstum an der Knospenspitze. Dort wird jährlich eine neue Lage von Blattanlagen gebildet und die vorjährigen Blattanlagen differenzieren sich zu Knospenschuppen aus. Dies führt zu der Form der klassischen "schlafenden Knospe" mit zahlreichen, z.T. dem Alter der Knospe entsprechenden Lagen von Knospenschuppen. Dieser Typ wird beschrieben bei Quercus spp., Fagus silvatica und Taxus baccata.

P II "Flachknospe": Wachstum der Knospenbasis entsprechend dem Dickenzuwachs der Rinde, aber kaum apikales Wachstum an der Knospenspitze. Dadurch erhebt sich diese kaum über die Rindenoberfläche hinaus. Die Knospenschuppen sitzen direkt dem Periderm auf und werden im Rahmen des Dilatationswachstums der Rinde tangential auseinandergezogen. Bei Quercus spp.

P III "Tiefknospe": Kaum Wachstum der Knospenbasis und kaum apikales Wachstum. Dadurch sinkt die Knospe immer tiefer in die sich verdickende Rinde ein. Die vormaligen Blattanlagen (als Knospenschuppen oder als bloße Parenchymhöcker ausdifferenziert) sitzen an den abfallenden Rändern der entstehenden Rindeneinsenkung und bedecken so den im Inneren liegenden Vegetationskegel mit den jüngsten Blattanlagen. Die Knospe kann schließlich auch völlig in die Rinde eingewallt werden. Bei Fraxinus excelsior und Salix alba. Bei Abies alba mit Übergängen zu P II und P IV.

P IV "Sproßkeim": Die Knospenspitze wird nach wenigen Jahren durch ein Periderm abgeschnürt und es bleibt in der Rinde nur die meristematische Knospenbasis zurück. Diese beginnt ein Eigenleben und entwickelt sich zu einem undifferenzierten, meristematischen "Keim" innerhalb der Rinde. Entstehung bei Picea abies aus einer "schlafenden" Proventivknospe; bei Larix spp. Entwicklung von z.T. mehreren Keimen aus dem Basismeristem einer Kurztriebknospe.

3.)Bei den adventiven (= sich erst sekundär am älteren Trieb aus vorhandenen Geweben herausdifferenzierenden) Sproßanlagen können folgende Typen unterschieden werden (Abb. 83, 84):
A I "Wundknospe": Entstehung aus Kallusgewebe nach Verwundung und an Überwallungen. Klassische Form der Adventivknospe nach Th. HARTIG.

A II "Kambialknospe": Entstehung aus Kambialderivaten im Rindenbereich (ohne Verletzung). Teilweise schon Differenzierung von endogenen Knospen in der inneren Rindenzone. Bei Fraxinus excelsior, Ulmus carpinifolia, (Populus trichocarpa, Fagus silvatica).

A III:"Parenchymknospe": Entstehung endogener Knospen durch Remeristematisierung von Parenchymzellen im Rindenbereich (ohne Verletzung). Z.T. anfängliche Bildung in unmittelbarer Nähe vorhandener Proventivknospen, an deren Gefäßzuleitungen sie teilweise direkt anschließen. Bei Tilia platyphyllos.

4.)Bei adventiven Wurzelanlagen an älteren Stämmen konnte immer eine endogene Entstehung direkt aus dem Kambium beobachtet werden. Entweder bevorzugte Bildung im Kambialbereich von dilatierenden Strahlen, oder direkt aus den Fusiforminitialen des Kambiums. Teilweise erscheint das Auftreten der Wurzelkeime genetisch fixiert, teilweise durch indirekte äußere Einflüsse induziert (oberhalb von Verwundungen oder an der Unterseite schräg stehender Stämme). Bei Acer pseudoplatanus, Betula pendula, Fagus silvatica, Populus trichocarpa und Salix alba, festgestellt. Bei Chamaecyparis lawsoniana und Taxus baccata tritt als Besonderheit eine ständige Neubildung und "Wiedereinschmelzung" solcher Keime auf.

5.)Eigene Beobachtungen und Vergleiche mit Angaben in der Literatur lassen hinsichtlich der undifferenzierten Meristeme von proventiven Anlagen (Typ P IV) und adventiven Anlagen (Typ A II) eine zunächst undeterminierte, indifferente Natur vermuten, die sowohl zum Ursprung von Wurzeln wie von Knospen aus dem gleichen Meristem Anlaß geben kann.

6.)Bei der Diskussion physiologischer Einflüsse wird dargestellt, daß der Nicht-Austrieb vorgeformter Sproßanlagen die Folge einer korrelativen Hemmung durch die apikale Dominanz der wipfelwärtigen Triebe ist. Diese Hemmung wird hervorgerufen durch einen indirekten Einfluß von Auxin, das im Wipfel gebildet wird und basal nach unten transportiert wird. Das Auxin hemmt dabei die austriebsfördernden Cytokinine und begünstigt eine Anreicherung von Hemmstoffen (v.a. Abscisinsäure)

in den unterdrückten Knospen. Die Unterschiede zur hormonellen Regulierung der Winter-Dormanz normaler einjähriger Knospen werden klargestellt.

7.)Hinsichtlich der hormonellen Steuerung adventiver Differenzierungsvorgänge wird darauf hingewiesen, daß Auxin die Anlage von Wurzeln fördert, diejenige von Knospen hemmt. Cytokinine hingegen bewirken Anlage von Knospen, verhindern jedoch die von Wurzeln. Gibberelline hemmen jegliche Differenzierungsvorgänge. Die wahrscheinlichen Unterschiede der hormonellen Kontrolle von Differenzierung und Austrieb adventiver Sproßanlagen sowie die möglichen hormonellen Vorgänge bei der Neubildung und "Wiedereinschmelzung" von Wurzelkeimen werden diskutiert. Das Auftreten von Wurzelanlagen an der Unterseite schräg stehender Bäume wird auf eine schwerkraftbedingte Anreicherung von Auxin an der unteren Stammseite zurückgeführt.

6. LITERATUR

AARON, I., 1946: Dormant and adventitious buds. Science 104, 329

ARNOLDS, S. v.u. T. ERIKSSON, 1978: Induction of adventitious buds on embryos of Norway spruce grown in vitro. Physiol.Plant. 44, 283-287

ARNOLD, S. v.u. T. ERIKSSON, 1979: Induction of adventitious buds on buds of Norway spruce (Picea abies) grown in vitro. Physiol. Plant. 45, 29-34

AVERY, G.S.Jr., P.R. BURKHOLDER u. H.B. CREIGHTON, 1937: Production and distribution of growth hormone in shoots of Aesculus and Malus, and its probable role in stimulating cambial activity. Am.J.Bot. 24, 51-58

BACHELARD, E.P., 1969: Studies on the formation of epicormic shoots on Eucalypt stem segments. Austr.J.Biol.Sci. 22, 1291-1296

BALDINI, E. u. B. MOSSE, 1956: Observations on the origin of sphaeroblasts in the apple. Journ.Horticult.Sci., London 31, 156-162

BANNAN, M.W., 1941: Vascular rays and adventitious root formation in Thuja occidentalis L. Am.J.Bot. 28, 457-463

BANNAN, M.W., 1942a: Wood structure of the native Ontario species of Juniperus. Am.J.Bot. 29, 245-252

BANNAN, M.W., 1942b: Notes on the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers. Am.J.Bot. 29, 593-598

BANNAN, M.W., 1950: Abnormal xylem rays in Chamaecyparis. Am.J.Bot. 37, 232-237

BATZER, H.O., 1973: Defoliation by the spruce budworm stimulates epicormic shoots on balsam fir. Environm. Entomol. 2, 727-728

BEAKBANE, A.B., 1961: Structure of the plant stem in relation to adventitious rooting. Nature 192, 954-955

BEIJERINCK, M.W., 1887: Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Verhandl.K.Akad. wetenschapen, Afd.Natuurk. 25, 1-146 + 6 Tafeln

BELLANDI, D.M. u. K. DÖRFFLING, 1974: Effect of abscisic acid and other plant hormones on growth of apical and lateral buds of seedlings. Physiol.Plant. 32, 369-372

BERNTSEN, C.M. , 1961: Pruning and epicormic branching in red alder. Journ.For. 59, 675-676

BERRY, A.B. u. M.R. INNES, 1967: Epicormic branching in pruned white spruce. Bi-m.Res.Notes Dep.For.Can. 32, 7

BHATNAGAR, H.P. u. D.N. JOSHI, 1973: Vegetative propagation of Eucalyptus tereticornis Sm. (Mysore Gum) lignotubers. Indian For. 99, 508-509 + 1 Tafel

BLAKE, T.J., 1972: Studies on the lignotubers of Eucalyptus obliqua l'Heri. III. The effects of seasonal and nutritional factors on dormant bud development. New Phytol. 71, 327-334

BLAKE, T.J. u. B.B. CARRODUS, 1970: Studies on the lignotubers of Eucalyptus obliqua l'Heri. II. Endogenous inhibitor levels correlated with apical dominance. New Phytol. 69, 1073-1079

BLUM, W., 1971: Über die experimentelle Beeinflussung der Reaktionsholzbildung bei Fichten und Pappeln. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 80, 225-251

BONNETT, H.T.Jr. u. J.G. TORREY, 1966: Comparative anatomy of endogenous bud and lateral root formation in Convolvulus arvensis roots cultured in vitro. Am.J.Bot. 53, 496-507

BOOKS, D.J. u. C.H. TUBBS, 1970: Relation of light to epicormic sprouting in sugar maple. USDA For.Serv., North Central For.Exp.Sta., Res.Note No. NC-93, 2 S.

BORGSTRÖM, G., 1939: The transverse reactions of plants. Diss.phil., Univ.Lund, 230 S.

BORTHWICK, A.W., 1905: The production of adventitious roots and their relation to bird's-eye formation (Maserholz) in the wood of various trees. Notes Roy.Bot.Garden, Edinburgh 4, 15-36

BOWERSOX, T.W. u. W.W. WARD, 1968: Auxin inhibition of epicormic shoots in white oak. For.Sci. 14, 192-196

BRADLEY, M.V. u. J.C. CRANE, 1957: Gibberellin-stimulated cambial activity in stems of apricot spur shoots. Science 126, 972-973

BRAND, R. u. C.J. VENVERLOO, 1973: The formation of adventitious organs. II. The origin of buds formed on young adventitious roots of Populus nigra L. 'Italica'. Acta Bot.Neerl. 22, 399-406

BRAUN, H.J., 1960: Der Anschluß von Laubbaumknospen an das Holz der Tragachsen. Ber.Dt.Bot.Ges. 73, 258-264

BRAUN, H.J., 1963: Wurzelkeime in jungen und älteren Sproßachsen von Populus. Zeitschr.f.Bot. 51, 441-451

BRAUN, H.J.u. G. SCHLENKER, 1964: Das Vorkommen von Wurzelkeimen in den Sproßachsen verschiedener Populus-Sorten. Mitt.Verein forstl. Standortkd.u. Forstpflzchtg. 14, 65-68

BROWN, A.B., 1935: Cambial activity, root habit and sucker shoot development in two species of poplar. New Phytol. 34, 163-179

BROWN, C.L., R.G. McALPINE u. P.P. KORMANIK, 1967: Apical dominance and form in woody plants: a reappraisal. Am.J.Bot. 54, 153-162

BÜNNING, E., 1953: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. 3. Aufl. Berlin, Göttingen, Heidelberg, 539 S.

BURSTRÖM, H., 1953: Physiology of root growth. Ann.Rev.Plant Physiol. 4, 237-252

BÜSGEN, M., 1895: Rindenknollen der Rotbuche. Allg. Forst-u.Jagdztg. 71, 90-91

BÜSGEN, M. u. E. MÜNCH, 1927: Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena, 426 S.

CAMERON, R.J. u. G.V. THOMSON, 1969: The vegetative propagation of Pinus radiata: root initiation in cuttings. Bot.Gaz. 130, 242-251

CAMPBELL, R.A. u. D.J. DURZAN, 1975: Induction of multiple buds and needles in tissue cultures of Picea glauca. Can.J.Bot. 53, 1652-1657

CARLSON, M.C., 1929: Origin of adventitious roots in Coleus cuttings. Bot.Gaz. 87, 119-126 + 2 Tafeln

CARLSON, M.C., 1933: Comparative anatomical studies of Dorothy Perikins and American Pillar Roses. I. Anatomy of canes II. Origin and development of adventitious roots in cuttings. Contrib.Boyce Thomps. Inst. 5, 313-336

CARLSON, M.C., 1938: The formation of nodal adventitious roots in Salix cordata. Am.J.Bot. 25, 721-725

CARLSON, M.C. 1950: Nodal adventitious roots in willow stems of different ages. Am.J.Bot. 37, 555-561

CARPENTER, J.B., 1961: Occurrence and inheritance of preformed root primordia in stems of citron (Citrus medica L.). Proc.Am.Soc.Hortic.Sci. 77, 211-218

CARRODUS, B.B. u. T.J. BLAKE, 1970: Studies on the lignotubers of Eucalyptus obliqua l'Heri, I. The nature of the lignotuber. New Phytol. 69, 1069-1072

CASPERSON, G., 1965: Über endogene Faktoren der Reaktionsholzbildung. I. Wuchsstoffapplikation an Kastanienepikotylen. Planta 64, 225-240

CASPERSON, G., 1968: Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kambiumtätigkeit und Reaktionsholzbildung. Physiol.Plant. 21, 1312-1321

CHALUPA, V., 1974: Control of root and shoot formation and production of trees from poplar callus. Biol.Plant. 16, 316-320

CHAMPAGNAT, P., 1965: Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: Dominance apicale et phénomènes analogues. In: W. RUHLAND (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenphysiologie XV/1, S. 1106-1164

CHANDLER, W.H., 1947: Deciduous orchards. Philadelphia, 427 S.

CHATTAWAY, M.M., 1958: Bud development and lignotuber formation in Eucalypts. Austr.J.Bot. 6, 103-114

CHENG, T.-Y., 1975: Adventitious bud formation in culture of Douglas fir (Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco). Plant Sci.Lett. 5, 97-102

CHURCH, T.W.Jr. u. R.M. GODMAN, 1966: The formation and development of dormant buds in sugar maple. For.Sci. 12, 301-306

CIESLAR, A., 1894:Ueber eine eigenthümliche Rindenbildung an der Fichte (Picea excelsa Lk.). Cbl.ges. Forstwes. 20, 145-149

CLARK, F.B., 1955: Black walnut responds to pruning. Journ.For. 53, 362-365

COLEMAN, W.K. u. T.A. THORPE, 1977: In vitro culture of western redcedar (Thuja plicata Donn.) I. Plantlet formation. Bot.Gaz. 138, 298-304

CONARD, M.H. und P.W. ZIMMERMANN, 1931: The origin of adventitious roots in cuttings of Portulaca oleracea L. Contrib.Boyce Thomps.Inst. 3, 337-346

COOPER, W.S., 1911: Reproduction by layering among conifers. Bot.Gaz. 52, 369-379

COSENS, R.D., 1952: Epicormic branching on pruned white fir. Journ.For. 50, 939-940

CREMER, K.W., 1972: Morphology and development of the primary and accessory buds of Eucalyptus regnans. Austr.J.Bot. 20, 175-195

CRONSHAW, J. und P.R. MOREY, 1965: Induction of tension wood by 2, 3, 5-Triiodobenzoic acid. Nature 205, 816-818

CROOKS, D.M., 1933: Histological and regenerative studies on the flax seedling. Bot.Gaz. 95, 209-239

DALGAS, K.F., 1973: Anatomical studies on cuttings of Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) undergoing the rooting process. For.Tree Improvement 5, 3-20

DELISLE, A.L., 1940: Histological and anatomical changes induced by indole-acetic acid in rooting cuttings of Pinus strobus. Am.J.Bot. 27, Suppl. 3

DERMEN, H., 1948: Chimeral apple sports and their propagation through adventitious buds. Journ.Hered. 39, 235-242

DERMEN, H., 1959: Adventitious bud and stem relationship in apple. Journ.Washington Acad.Sci. 49, 261-268

DIGBY, J. und P.F. WAREING, 1966: The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. Ann.Bot. N.S. 30, 539-548 + 1 Tafel

DIGBY, J., T.H. THOMAS u. P.F. WAREING, 1964: Promotion of cell division in tissue cultures by gibberellic acid. Natur 203, 547-548

DOORENBOS, J., 1953: Review of the literature on dormancy in buds of woody plants. Mededeel. Landbouwhogeschool Wageningen 53, 1-24

DORE, J., 1955: Studies in the regeneration of horseradish. I. A re-examination of the morphology and anatomy of regeneration. Ann.Bot. N.S. 19, 127-137

DORE, J. u. W.T. WILLIAMS, 1956: Studies in the regeneration of horseradish. II. Correlation phenomena. Ann.Bot. N.S. 20, 231-249 + 1 Tafel

DÖRFFLING, K., 1963: Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem von Acer pseudoplatanus L. I. Der Jahresgang der Wuchs- und Hemmstoffe in Knospen, Blättern und im Kambium. Planta 60, 390-412.

DÖRFFLING, K., 1964: Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem von Acer pseudoplatanus L. II. Die Bedeutung von "inhibitor β " für die korrelative Knospenhemmung und für die Regulation der Kambiumtätigkeit. Planta 60, 413-433

DÖRFFLING, K., 1976: Correlative bud inhibition and abscisic acid in Acer pseudoplatanus and Syringa vulgaris. Physiol.Plant. 38, 319-322

DUJARDIN, E.P., 1964: Eine neue Holz-Zellulose-Färbung, Mikrokosmos 53, 94

EAGLES, C.F. u. P.F. WAREING, 1963: Experimental induction of dormancy in Betula pubescens. Nature 199, 874-875

EAGLES, C.F. u. P.F. WAREING, 1964: The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. Physiol.Plant. 17, 697-709

ELIASSON, L., 1961: The influence of growth substances on the formation of shoots from aspen roots. Physiol.Plant. 14, 150-156

ELIASSON, L., 1969: Growth regulators in Populus tremula I. Distribution of auxin and growth inhibitors. Physiol.Plant. 22, 1288-1301

ELIASSON, L., 1971a: Growth regulators in Populus tremula II. Effect of light on inhibitor content in root suckers. Physiol.Plant. 24, 205-208

ELIASSON, L., 1971b: Growth regulators in Populus tremula III. Variation of auxin and inhibitor level in roots in relation to root sucker formation. Physiol.Plant. 25, 118-121

ELIASSON, L., 1971c: Growth regulators in Populus tremula IV. Apical dominance and suckering in young plants. Physiol. Plant. 25, 263-267

ELIASSON, L., 1975: Effect of indoleacetic acid on the abscisic acid level in stem tissue. Physiol.Plant. 34, 117-120

EMERY, A.E.H., 1954: Buds on the roots of the rosebay willow-herb (fireweed). Natur 173, 546-547

ERIKSEN, E.N., 1974: Root formation in pea cuttings III. The influence of cytokinin at different developmental stages. Physiol.Plant. 30, 163-167

ESSER, P., 1887: Die Entstehung der Blüthen am alten Holze. Verhandl.naturhist.Verein preuss.Rheinl., Westf.u.Reg.Bez.Osnabrück 44, 69-112 + 1 Tafel

EULEFELD, 1904: Blattbildung an Buchenwurzeln. Allg.Forst-u.Jagdztg. 80, 199

FANKHAUSER, 1900: Adventivwurzeln der Fichte. Schweiz.Z.Forstwes. 1900, 297-299

FARMER, R.E.Jr., 1962: Aspen root sucker formation and apical dominance. For.Sci. 8, 403-410

FRÖHLICH, H.J., 1957: Die autovegetative Vermehrung durch Luftablegerverfahren. Silv.Genet. 6, 143-147

GALSTON, A.W. u. P.J. DAVIES, 1969: Hormonal regulation in higher plants. Science 163, 1288-1297

GIER, L.J., 1945: Development of adventitious roots inside the trunk of trees. Transactions Kansas Acad.Sci. 48, 198

GILLESPIE, B. u. K.V. THIMANN, 1961: The lateral transport of indoleacetic acid-C^{14} in geotropism. Experientia 17, 126-129

GIROUARD, R.M., 1967a: Initiation and development of adventitious roots in stem cuttings of Hedera helix. I. Anatomical studies of the juvenile growth phase. Can.J.Bot. 45, 1877-1881 + 3 Tafeln

GIROUARD, R.M., 1967b: Initiation and development of adventitious roots in stem cuttings of Hedera helix. II. Anatomical studies of the mature growth phase. Can.J.Bot. 45, 1883-1886 + 2 Tafeln

GOEBEL, K., 1880: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan.Ztg. 38, 753-760; 769-778; 785-798; 801-826; 833-845

HAHNE, B., 1926: The origin of secondary dormant buds in deciduous fruit trees. Univ.Calif.Publ.Bot. 13, 125-126 + 1 Tafel

HAISSIG, B.E., 1970a: Preformed adventitious root initiation in brittle willows grown in a controlled environment. Can.J.Bot. 48, 2309-2312

HAISSIG, B.E., 1970b: Influence of indole-3-acetic acid on adventitious root primordia of brittle willow. Planta 95, 27-35

HAISSIG, B.E., 1972: Meristematic activity during adventitious root primordium development. Plant Physiol. 49, 886-892

HAISSIG, B.E., 1974a: Origins of adventitious roots. New Zeal.J.For.Sci. 4, 299-310

HAISSIG, B.E., 1974b: Influences of auxins and auxin synergists on adventitious root primordium initiation and development. New Zeal.J.For.Sci. 4, 311-323

HAISSIG, B.E., 1974c: Metabolism during adventitious root primordium initiation and development. New Zeal.J.For.Sci. 4, 324-337

HALL, R.H., 1973: Cytokinins as a probe of developmental processes. Ann.Rev.Plant Physiol. 24, 415-444

HAMNER, K.C., 1938: Histological responses of Mirabilis jalopa to indolacetic acid. Bot.Gaz. 99, 912-954

HANSEN, A., 1881: Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abhandl.Senckenberg.Naturforsch.Gesellsch., Frankfurt 12, 147-198 + 9 Tafeln

HARRIS, R.W., R.M. SACHS u. R.E. FISSEL, 1971: Control of trunk sprouts with growth regulators. Calif.Agric. 25, 11-13

HARRISON, M.A. u. P.F. SAUNDERS, 1975: The abscisic acid content of dormant birch buds. Planta 123, 291-298

HARTIG, R., 1878: Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche in forstlicher, botanischer und chemischer Richtung. Berlin

HARTIG, Th., 1851: Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. Berlin. 580 S. + Atlas mit 120 Tafeln.

HARTIG, Th., 1878: Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin. 412 S. + 6 Tafeln

HEIDE, O.M., 1969: Non-reversibility of gibberellin-induced inhibition of regeneration in Begonia-leaves. Physiol.Plant. 22, 671-679

HENSCHEL, G., 1894: Abnorme Rindenbildungen an Fichte (Picea excelsa Lk.) und Weißtanne (Abies pectinata Dec.). Forstl.-naturwiss.Zeitschr. 3, 335-336

HICKS, R.R.,Jr., 1972: The Aspen rooting test: a new bioassay. For.Sci. 18, 21-22

HOWARD, H.W., 1938: Possible action of phytohormones as root-determiners. Ann.Bot. N.S. 2, 933-942

JACOBS, W.P. u. D.B. CASE, 1965: Auxin transport, gibberellin, and apical dominance. Science 148, 1729-1731

JAEGER, J., 1908: Ueber Kropfmaserbildung am Apfelbaum. Zeitschr.Pflanzenkr. 18, 257-273 + 1 Tafel

JONES, R.L., 1973: Gibberellins: Their physiological role. Ann.Rev. Plant Physiol. 24, 571-598

JOST, L., 1925: Über schlafende Knospen. Flora 118/119 (N.F. 18/19), 289-299

KEFELI, V.I. u. C.S. KADYROV, 1971: Natural growth inhibitors, their chemical and physiological properties. Ann.Rev.Plant Physiol. 22, 185-196

KENNEDY, R.W. u. J.L. FARRAR, 1965: Induction of tension wood with the antiauxin 2, 3, 5-triiodobenzoic acid. Nature 208, 406-407

KISSA, N.W., 1900: Kropfmaserbildung bei Pirus malus chinensis. Zeitschr.Pflanzenkr. 10, 129-132 + 2 Tafeln

KORMANIK, P.P. u. C.L. BROWN, 1964: Origin of secondary dormant buds in sweetgum. USDA For.Serv., Southeast. For.Exp.Sta., Res.Note No. SE-36, 4 S.

KORMANIK, P.P. u. C.L. BROWN, 1967a: Epicormic branching: A real problem in plus tree selection. Proc. 9th Sth.Conf.For.Tree Improvem., Knoxville Tenn., S. 69-74

KORMANIK, P.P. u. C.L. BROWN, 1967b: Adventitious buds on mature trees. USDA For.Serv., Southeast.For.Exp. Sta.,Res.Note No. SE-82, 7 S.

KORMANIK, P.P. u. C.L. BROWN, 1967c: Root buds and the development of root suckers in sweetgum. For.Sci. 13, 338-345

KORMANIK, P.P. u. C.L. BROWN, 1967d: Suppressed buds on lateral roots of Liquidambar styraciflua. Bot.Gaz. 128, 208-211

KORMANIK, P.P. u. C.L. BROWN, 1969: Origin and development of epicormic branches in sweetgum. USDA For. Serv.,Southeast.For.Exp.Sta., Res.Pap. No. SE-54, 17 S.

KRAHL-URBAN, J., 1958: Versuche zur Bewurzelung von Eichen- und Buchenstecklingen. Silv.Genet. 7, 58-65

KRICK, F., 1891: Über die Rindenknollen der Rotbuche, Bibl.Bot., Heft 25, 28 S. + 2 Tafeln

KUOCH, R. u. R. AMIET, 1970: Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen mit Berücksichtigung von Vegetation und Ablegerbildung. Mitt.Schweiz. Anst.Forstl.Versuchswes. 46, 159-328 + 43 Phot.

LAKON, G., 1916: Über Fälle von Kauliflorie an Apfelbäumen und ihre Bedeutung für das Verständnis der Kauliflorie überhaupt. Naturwiss.Z.f.Forst-u.Landwirtsch. 14, 241-251

LANNER, R.M., 1966: Adventitious roots of Eucalyptus robusta in Hawaii. Pacific Sci. 20, 379-381

LASPEYRES, 1898: Ausschlagfähigkeit von Pinus rigidia. Z.Forst-u.Jagdwes. 30, 65-66

LEACH, R.W.A. u. P.F. WAREING, 1967: Distribution of auxin in horizontal woody stems in relation to gravimorphism. Nature 214, 1025-1027

LEIKE, H., 1967: Wirkung von Gibberellinsäure auf ruhende Knospen verschiedener Gehölze. In: Wachstumsregulatoren bei Pflanzen. Int.Vortragstagung Rostock/Kühlungsborn 1966. Wiss.Zeitschr.Univ. Rostock, math.-naturwiss.Reihe 16, 607-608

LENT, R., 1966: The origin of the cauliflorous inflorescence of Theobroma cacao. Turrialba 16, 352-358

LEOPOLD, A.C., 1955: Auxin and plant growth. Berkeley u. Los Angeles,354 S.

LIASHENKO, N.I., 1958: Branching of dormant buds of shrubs. Dokl.Akad.Nauk SSSR, Proc.Acad.Sci.USSR, Bot.Sci.Sect. 120, 139-140

LIBBERT, E., 1954: Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. Planta 44, 286-318

LIEBICH, C., 1831: Ueber den Stockausschlag der Lerche. Allg.Forst-u.Jagd-Journal 1, 104

LIMING, F.G., 1940: Origin and growth of dormant buds in oaks. Journ.For. 38, 226

LUBIMENKO, W., 1900: Ueber die schlafenden Knospen. Travaux Soc.imper.natural.St.Petersburg Vol. 30, 3 bot., 259-260

LUST, N. u. M. MOHAMMADY, 1973: Regeneration of coppice. Sylva Gandavensis No. 39, 28 S.

LUTZ, H.J., 1939: Layering in eastern white pine. Bot.Gaz. 101, 505-507

MAC DANIELS, L.H., 1953: Anatomical basis of so-called adventitious buds in the apple. Cornell Univ.Agric. Exp.Sta., Mem. 325, 22 S.

MAHLSTEDE, J.P. u. D.P. WATSON, 1952: An anatomical study of adventitious root development in stems of Vaccinium corymbosum. Bot.Gaz. 113, 279-285

McVEIGH, I., 1938: Regeneration in Crassula multicava. Am.J.Bot. 25, 7-11

MERGEN, F., 1955: Air-layering of slash pines. Journ.For. 53, 265-270

MEYER, E., 1938: Adventivwurzeln der Fichte. Forstwiss.Cbl. 60, 290-295

MILBORROW, B.V., 1967: The identification of (+)-abscisin II ((+)-dormin) in plants and measurement of its concentrations. Planta 76, 93-113

MILBORROW, B.V., 1974: The chemistry and physiology of abscisic acid. Ann.Rev.Plant Physiol. 25, 259-307

MOREY, P.R. u. J. CRONSHAW, 1968: Developmental changes in the secondary xylem of Acer rubrum induced by various auxins and 2, 3, 5-tri-iodobenzoic acid. Protoplasma 65, 287-313

MORRIS, D.A., 1977: Transport of exogenous auxin in two-branched dwarf pea seedlings (Pisum sativum L.). Planta 136, 91-96

MURASHIGE, T., 1964: Analysis of the inhibition of organ formation in tobacco tissue culture by gibberellin. Physiol.Plant. 17, 636-643

MURASHIGE, T., 1965: Effects of stem-elongation retardants and gibberellin on callus growth and organ formation in tobacco tissue culture. Physiol. Plant. 18, 665-673

NAYLOR, E.E. u. B. JOHNSON, 1937: A histological study of vegetative reproduction in Saintpaulia lonantha. Am.J.Bot. 24, 673-678

NESBITT, W.A., 1932: Aerial roots from old tree wound. Plant Physiol. 17, 689-690

NEUBAUER, H.F., 1958: Über zwei Fälle ungewöhnlicher Wurzelbildung aus dem Stamme. Angew.Bot. 32, 111-114

NITSCH, C. u. J.P. NITSCH, 1967: The induction of flowering in vitro in stem segments of Plumbago indica L. I. The production of vegetative buds. Planta 72, 355-370

NOEL, A.R.A., 1970: The girdled tree. Bot.Rev. 36, 162-195

NOODEN, L.D. u. J.A. WEBER, 1978: Environmental and hormonal control of dormancy in terminal buds of plants. In: M.E. CLUTTER (Hrsg.): Dormancy and Developmental Arrest. New York, San Francisco, London. S. 221-268

OKORO, O.O. u. J. GRACE, 1978: The physiology of rooting Populus cuttings. II. Cytokinin activity in leafless hardwood cuttings. Physiol.Plant. 44, 167-170

PETERSON, R.L., 1975: The initiation and development of root buds. In: J.G. TORREY u. D.T. CLARKSON (Hrsg.): The Development and Function of Roots. London, New York, San Francisco. S. 125-161

PHARES, R.E. u. J.S. CROSBY, 1962: Basal sprouting of fire-injured shortleaf pine trees. Journ.For. 60, 204-205

PHILLIPS, I.D.J., 1975: Apical dominance. Ann.Rev. Plant Physiol. 26, 341-367

PILET, P.E., 1965: Action of gibberellic acid on auxin transport. Nature 208, 1344-1345

PISK, I., 1922: Die schlafenden Knospen. Ein Beitrag zur Morphologie der Laubbäume. Diss.math.-nat.Fak. Univ.Heidelberg, 48 S. + 17 Abb.

PRIESTLEY, J.H. u. C.F. SWINGLE, 1929: Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. USDA, Techn.Bull. No. 151, 98 S.

PUNDIR, Y.P.S., 1972: Cauliflory in Ficus glomerata Roxb. J.Indian bot.Soc. 51, 208-222

PUNDIR, Y.P.S., 1975: Cauliflory in Ficus pomifera Wall. J.Indian Bot.Soc. 54, 259-267

RAUH, W., 1937: Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina N.F. 4, 395-553

REINERT, J. u. J. BESEMER, 1967: Gibberellinsäure, ein Inhibitor morphogenetischer Prozesse. In: Wachstumsregulatoren bei Pflanzen. Int. Vortragstagung Rostock/Kühlungsborn 1966. Wiss.Zeitschr.Univ.Rostock, math.-naturwiss.Reihe 16, 599-603

ROMBERGER, J.A., 1963: Meristems, Growth and Development in Woody Plants. USDA For.Serv., Techn.Bull. No. 1293, 214 S.

ROTH, E.R. u. B. SLEETH, 1939: Butt rot in unburned sprout oak stands. USDA For.Serv., Techn.Bull. No. 684

RUDDAT, M. u. R.P. PHARIS, 1966: Participation of gibberellin in the control of apical dominance in soybean and redwood. Planta 71, 222-228

SACHS, R.M., F. LORETI u. J. DE BIE, 1964: Plant rooting studies indicate sclerenchyma tissue is not a restricting factor. Calif.Agric. 18, 4-5

SACHS, T. u. K.V. THIMANN, 1964: Release of lateral buds from apical dominance. Nature 201, 939-940

SACHS, T. u. K.V. THIMANN, 1967: The role of auxins and cytokinins in the release of buds from dominance. Am.J.Bot. 54, 136-144

SACHSSE, H., 1975: Vergleichende Untersuchungen wichtiger Holzeigenschaften der Populus trichocarpa Hook "Senior". Mitt.Verein forstl.Standortkd. u.Forstpflzchtg. 24, 68-77

SACHSSE, H., 1976: Astigkeitsanalyse eines 40-jährigen Stammes des Klons "Senior" der Populus trichocarpa. Mitt.Verein forstl.Standortkd.u.Forstpflzchtg. 25, 39-45

SALOMON, E., 1976: Formation of adventitious buds in decapitated citrus seedlings and the effect of some growth regulators. J.Exp.Bot. 27, 69-75

SAMISH, R.M., 1954: Dormancy in woody plants. Ann. Rev.Plant Physiol. 5, 183-204

SANDISON, S., 1934: The rooting of cuttings of Lonicera japonica: a preliminary report. New Phytol. 33, 211-217

SANDT, W., 1925: Zur Kenntnis der Beiknospe. Bot.Abhandl., Heft 7, 160 S. Jena

SATOO, S., 1956: (Anatomical studies on the rooting of cuttings in coniferous species). Bull.Tokyo Univ.For. 51, 109-158 + 42 Tafeln. Ref. in: For. Abstr. 19 (1958), 1664

SCHIER, G.A., 1973a: Origin and development of aspen root suckers. Can.J.For.Res. 3, 45-53

SCHIER, G.A., 1973b: Effect of abscissic acid on sucker development and callus formation on excised roots of Populus tremuloides. Physiol.Plant. 28, 143-145

SCHIER, G.A., 1975: Promotion of sucker development on Populus tremuloides root cuttings by an anti-auxin. Can.J.For.Res. 5, 338-340

SCHMID, A. u. H. MEIER, 1971: L'influence de l'acide abscissique sur la rhizogenèse de boutures de Populus alba L. Verh.Schweiz.Naturforsch.Ges. 151, 77-78

SCHNEIDER, G., 1970: Morphactins: Physiology and performance. Ann.Rev.Plant Physiol. 21, 499-536

SCHWARZ, F., 1892: Forstliche Botanik. Berlin 513 S.

SCOTT, T.K., D.B. CASE u. W.P. JACOBS, 1967: Auxin-gibberellin interaction in apical dominance. Plant Physiol. 42, 1329-1333

SEELIGER, I., 1959: Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie wurzelbürtiger Sprosse an isolierten Robinienwurzeln. Flora 148, 119-124

SHAPIRO, S., 1958: The role of light in the growth of root primordia in the stem of the lombardy poplar. In: K.V. THIMANN (Hrsg.): The Physiology of Forest Trees. New York. S. 445-465

SHELDRAKE, A.R., 1971: Auxin in the cambium and its differentiating derivatives. J.exp.Bot. 22, 735-740

SHELDRAKE, A.R. u. D.H. NORTHCOTE, 1968: Production of auxin by detached leaves. Nature 217, 195

SIEGLER, E.A. u. J.J. BOWMAN, 1939: Anatomical studies of root and shoot primordia in 1-year apple roots. Journ.Agric.Res. 58, 795-803 + 11 Tafeln

SIMON, S., 1906: Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen sowie der Atmungstätigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode. Jahrb.wiss. Bot. 43, 1-48

SIMON, S., 1908: Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb.wiss.Bot. 45, 351-478

SKOOG, F., 1939: Experiments on bud inhibition with indole-3-acetic acid. Am.J.Bot. 26, 702-707

SMITH, A.I., 1936: Adventitious roots in stem cuttings of Begonia maculata and B.semperflorens. Am.J.Bot. 23, 511-515

SMITH, D.M., 1962: The practice of silviculture. New York, London, 578 S.

SMITH, E.P., 1925: The origin of adventitious growth in Coleus. Transactions Bot.Soc., Edinburgh 29, 145-150

SMITH, E.P., 1928: A comparative study of the stem structure of the genus Clematis with special reference to anatomical changes induced by vegetative propagation. Transactions Roy.Soc.Edinburgh 55, 643-664 + 2 Tafeln

SMITH, H.C., 1967: Visible dormant buds as related to tree diameter and log position. USDA For.Serv., Northeast.For.Exp.Sta., Res.Note No. NE-56, 4 S.

SMITH, H., u. P.F. WAREING, 1964a: Gravimorphism in trees. 2. The effect of gravity on bud break in Osier willow. Ann.Bot.N.S. 28, 283-295

SMITH, H. u. P.F. WAREING, 1964b: Gravimorphism in trees. 3. The possible implication of a root factor in the growth and dominance relationships of the shoots. Ann.Bot. N.S. 28, 297-309

SMITH, N.G. u. P.F. WAREING, 1972a: The distribution of latent root primordia in stems of Populus x robusta, and factors affecting the emergence of preformed roots from cuttings. Forestry 45, 197-209

SMITH, N.G. u. P.F. WAREING, 1972b: Rooting of hardwood cuttings in relation to bud dormancy and the auxin content of the excised stems. New Phytol. 71, 63-80

SNOW, R., 1937: On the nature of correlative inhibition. New Phytol. 36, 283-300

SNOW, R., 1940: A hormone for correlative inhibition. New Phytol. 39, 177-184

SOMMER, H.E., C.L. BROWN u. P.P. KORMANIK, 1975: Differentiation of plantlets in longleaf pine (Pinus palustris Mill.) tissue cultured in vitro. Bot.Gaz. 136, 196-200

SORAUER, P., 1924: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 1. Bd.: Die nichtparasitären Krankheiten. 5. Aufl. neu bearbeitet von P. GRAEBNER, Berlin, 981 S.

SPÄTH, H., 1913: Luftwurzelbildung bei Erlen. Mitt.Dt. Dendrol.Ges. 22, 306-307

STENECKER, G.A., 1974: Factors affecting the suckering of trembling aspen. For.Chron. 50, 32-34

STONE, E.L.Jr., 1953: The origin of epicormic branches in fir.Journ.For. 51, 366

STONE, E.L.Jr. u. M.H. STONE, 1943a: "Dormant" versus "adventitious" buds. Science 98, 62

STONE, E.L.Jr. u. M.H. STONE, 1943b: Dormant buds in certain species of Pinus. Am.J.Bot. 30, 346-351

STONE, E.L.Jr. u. M.H. STONE, 1954: Root collar sprouts in pine. Journ.For. 52, 487-491

SUDDS, R.H., 1934a: A study of the morphological changes and the origin of roots in tip-layered Cumberland raspberry plants. Proc.Am.Soc.Hortic.Sci. 32, 401-406

SUDDS, R.H., 1934b: The origin of roots in several types of red and black raspberry stem cuttings. Proc.Am. Soc.Hortic.Sci. 33, 380-385

SWARTLEY, J.C., 1943: Adventitious root initiation in Forsythia suspensa. Proc.Am.Soc.Hortic.Sci. 43, 301-306

SWINGLE, C.F., 1925: Burr-knot of apple trees. Its relation to crowngall and to vegetative propagation. Journ.Hered. 16, 313-320

SWINGLE, C.F., 1926: The use of burr-knots in the vegetative propagation of apple varieties. Proc.Am. Soc.Hortic.Sci. 22, 228-230

SWINGLE, C.F., 1927: Burrknot formation in relation to the vascular system of the apple stem. Journ.agric.Res. 34, 533-544

THAKUR, M.L., 1977: Phenolic growth inhibitors isolated from dormant buds of sugar maple (Acer saccharum Marsh.). J.exp.Bot. 28, 795-803

THIMANN, K.V., 1937: On the nature of inhibitions caused by auxin. Am.J.Bot. 24, 407-412

THIMANN, K.V. u. F. SKOOG, 1933: Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. Proc. Natl.Acad.Sci. (U.S.) 19, 714-716

THIMANN, K.V. u. F. SKOOG, 1934: On the inhibition of bud development and other functions of growth substances in Vicia faba. Proc.Roy.Soc. (London) B 114, 317-339

THOMPSON, J. McLEAN, 1944: Towards modern physiological interpretation of flowering. Proc.Linn.Soc.London 156, 46-69

THOMPSON, J. McLEAN, 1946: The study of plant behaviourism: a common meeting ground for those engaged in botanical inquiry. Proc.Linn.Soc.London 157, 72-91

THOMPSON, J. McLEAN, 1949: A contribution to our knowledge of the Apocynaceae with special reference to Pleiocarpa mutica Benth.. Proc.Linn.Soc.London 161, 12-26

THOMPSON, J. McLEAN, 1951: A further contribution to our knowledge of cauliflorous plants (with special reference to Swartzia pinnata Willd.) Proc.Linn. Soc.London 162, 212-222 + 3 Tafeln

THOMPSON, J. McLEAN, 1952: A further contribution to our knowledge of cauliflorous plants with special reference to the cannonball tree (Couroupita guianensis Aubl.). Proc.Linn.Soc.London 163, 233-250 + 14 Tafeln

TRECUL, A., 1846: Recherches sur l'origine des racines. Ann.Sci.Nat.Bot.III,6, 303-345 + 5 Tafeln

TROLL, W., 1959: Allgemeine Botanik. Stuttgart, 3. Aufl. 927 S.

TUBEUF, C.v., 1904: Weitere Fälle von Adventiv-Wurzelbildung an Baumstämmen. Naturwiss.Z.Forst-u.Landwirtsch. 2, 163-165

TUCKER, D.J., 1977a: Hormonal regulation of lateral bud outgrowth in the tomato. Plant Sci.Lett. 8, 105-111

TUCKER, D.J., 1977b: The effects of far-red light on lateral bud outgrowth in decapitated tomato plants and the associated changes in the levels of auxin and abscisic acid. Plant Sci.Lett. 8, 339-344

TUCKER, D.J., 1978: Apical dominance in the tomato: The possible roles of auxin and abscisic acid. Plant Sci.Lett. 12, 273-278

TUCKER, D.J. u. T.A. MANSFIELD, 1972: Effects of light on apical dominance in Xanthium strumarium and the associated changes in endogenous levels of abscisic acid and cytokinins. Planta 102, 140-151

TUCKER, D.J. u. T.A. MANSFIELD, 1973: Apical dominance in Xanthium strumarium. J.exp.Bot. 24, 731-740

VAN DER LEK, H.A.A., 1924: Over de wortelvorming van houtige stekken. Mededeel. Landbouwhogeschool Wageningen 28, 1-230 + 25 Tafeln

VAN DER LEK, H.A.A., 1934: Over den invloed der knoppen op de wortelvorming van stekken. Mededeel. Landbouwhogeschool Wageningen 38, 2, 1-98 + 10 Tafeln.

VASSILEVSKAJA, V.C., 1957: (The anatomy of buds formation on the roots of some woody plants) (Russ. mit engl. Summ.). Vestnik Leningradskogo Universiteta, Ser. Biol. 12, 5-21

VENATOR, C.R., 1977: Formation of root storage organs and sprouts in Pinus occarpa seedlings. Turrialba 27, 41-45

VENVERLOO, C.J., 1973: The formation of adventitious organs. I. Cytokinin-induced formation of leaves and shoots in callus cultures of Populus nigra L.'Italica'. Acta Bot.Neerl. 22, 390-398

VÖCHTING, H., 1878: Über Organbildung im Pflanzenreich. Teil I. Bonn. 258 S. + 2 Tafeln

VOGT, A.R. u. G.S. COX, 1970: Evidence for the hormonal control of stump sprouting by oak. For.Sci. 16, 165-171

WARD, R.T., 1961: Some aspects of the regeneration habits of the American beech. Ecology 42, 828-832

WARD, W.W., 1964: Bud distribution and branching in red oak. Bot.Gaz. 125, 217-220

WAREING, P.F., 1953: Growth studies in woody species: V. Photoperiodism in dormant buds of Fagus sylvatica. Physiol.Plant. 6, 692-706

WAREING, P.F., 1958: Interaction between indole-acetic acid and gibberellic acid in cambial activity. Nature 181, 1744-1745

WAREING, P.F., 1970: Growth and its co-ordination in trees. In: L.C. LUCKWILL u. C.V. CUTTING (Hrsg.): Physiology of tree crops. London S. 1-21

WAREING, P.F. u. T.A.A. NASR, 1961: Gravimorphism in trees. 1. Effects of gravity on growth and apical dominance in fruit trees. Ann.Bot. N.S. 25, 321-340

WAREING, P.F. u. P.F. SAUNDERS, 1971: Hormones and dormancy. Ann.Rev.Plant Physiol. 22, 261-288

WAREING, P.F., C.E.A. HANNEY u. J. DIGBY, 1964: The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation. In: M.H. ZIMMERMANN (Hrsg.): The formation of wood in forest trees. New York, London S. 323-344

WEBER, H., 1937: Vergleichend-morphologische Studien über die sproßbürtige Bewurzelung. Nova Acta Leopoldina N.F. 4, 229-298 + 2 Tafeln

WEDDING, H., 1904: Buche mit Wurzelbildung am oberirdischen Stammteil. Naturwiss.Z.Land-u.Forstwirtsch. 2, 59-60

WELLENSIEK, S.J., 1952: Rejuvenation of woody plants by formation of sphaeroblasts. Proc.K.Nederl.Akad. Wetenschapen, Amsterdam C 55, 567-573

WERSHING, H.F. u. I.W. BAILEY, 1942: Seedlings as experimental material in the study of "redwood" of conifers. Journ.For. 40, 411-414

WICHMANN, H.E., 1926: Hochwurzeln an Waldbäumen. Cbl.ges.Forstwes. 52, 350-353

WICKSON, M. u. K. THIMANN, 1958: The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. Physiol.Plant. 11, 62-74

WILSON, B.F., 1979: Epicormic shoot growth in striped maple. Can.J.For.Res. 9, 110-113

WILSON, C.L., 1927: Adventitious roots and shoots in an introduced weed. Bull.Torrey Bot.Club 54, 35-38

WITKOWSKA-ZUK, L., 1969a: Investigations on the bud dormancy of Populus x berolinensis Dipp. I. Annual cycle of the shoot apex development. Acta Soc.Bot. Pol. 38, 373-389

WITKOWSKA-ZUK, L., 1969b: Investigations on the bud dormancy of Populus x berolinensis Dipp. II. Role of leaves in the correlated inhibition phase. Acta Soc.Bot.Pol. 38, 391-400

WITKOWSKA - ZUK, L., 1970: Investigations on the bud dormancy of Populus x berolinensis Dipp. IV. Sequence of dormancy in plants under controlled photoperiodic conditions. Acta Soc. Bot.Pol. 39, 3-12

WITKOWSKA-ZUK, L. u. F. KAPUSCINSKI, 1969: Investigations on the bud dormancy of Populus x berolinensis Dipp. III. Sequence of dormancy in trees growing in natural conditions. Acta Soc.Bot.Pol. 38, 615-624

WITKOWSKA-ZUK, L. u. W. KOZLOWSKA, 1973: Investigations on the dormancy of Fraxinus excelsior L. buds. I. Sequence of growth period, correlated inhibition and rest of shoot apex in the annual cycle. Acta Soc.Bot. Pol. 42, 627-636

WITKOWSKA-ZUK, L. u. W. KOZLOWSKA, 1974: Investigations on the dormancy of Fraxinus excelsior L. buds. II. Bud dormancy on shoots in various parts of the tree crown. Acta Soc.Bot.Pol. 43, 421-426

WOLF, F.A., 1913: Abnormal roots of figs. Phytopathology 3, 115-118 + 1 Tafel

WOLTER, K.E., 1968: Root and shoot initiation in aspen callus cultures. Nature 219, 509-510

WOOLEY, D.J. u. P.F. WAREING, 1972a: The role of roots, cytokinins and apical dominance in the control of lateral shoot form in Solanum andigena. Planta 105, 33-42

WOOLEY, D.J. u. P.F. WAREING, 1972b: The interaction between growth promoters in apical dominance. I. Hormonal interaction, movement and metabolism of a cytokinin in rootless cuttings. New Phytol. 71, 781-793

WOOLEY, D.J. u. P.F. WAREING, 1972c: The interaction between growth promoters in apical dominance. II. Environmental effects on endogenous cytokinin and gibberellin levels in Solanum andigena. New Phytol. 71, 1015-1025

WRIGHT, S.T.C., 1975: Seasonal changes in the levels of free and bound abscisic acid in blackcurrant (Ribes nigrum) buds and beech (Fagus sylvatica) buds. J.exp.Bot. 26, 161-174

YIM, K.B., 1961: Air-layering of lodgepole pine and origin of adventitious roots. For.Sci. 7, 227-231

ZIMMERMANN, W.A., 1936: Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. Zeitschr.f.Bot. 30, 209-252

L e b e n s l a u f

Am 18. 8. 1956 wurde ich als jüngster Sohn des Malermeisters Heinrich Fink und seiner Ehefrau Frieda, geb. Hillebrecht, in Marburg/L. geboren.

Von April 1963 bis November 1966 besuchte ich die dortige Otto-Ubbelohde-Schule. Seit Dezember 1966 war ich Schüler des Gymnasium Philippinum in Marburg, an dem ich im Frühjahr 1975 die Reifeprüfung ablegte. Im April desselben Jahres wurde ich als Stipendiat in die Studienstiftung des deutschen Volkes aufgenommen.

Im Sommer 1975 leistete ich ein 3-monatiges Praktikum am Forstamt Marburg ab. Seit Oktober 1975 studierte ich dann an der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. Im Herbst 1977 absolvierte ich hier die Diplom-Vorprüfung. Zwei Semester später legte ich den ersten Teil der Diplom-Schlußprüfung ab, die ich schließlich im März 1979 mit Abschluß des zweiten Teiles endgültig bestand.

Seit Herbst 1976 führte ich am Institut für Forstbotanik und Holzbiologie (vormalig Biologische Holzforschung) verschiedene wissenschaftliche Untersuchungen durch. Anfangs beschäftigten sich die Arbeiten mit experimenteller Pilzökologie. Es schlossen sich Untersuchungen über die Buchenrindennekrose und die epidemische Weißtannenkrankheit ("Tannensterben") an. Über das letztere Thema fertigte ich auch die Diplom-Arbeit an. Die Beschäftigung mit diesen pathologischen Fragestellungen gab mir Gelegenheit, schon während des Studiums an mehreren nationalen und internationalen wissenschaftlichen Tagungen teilzunehmen.

Im Rahmen der pathologisch-anatomischen Rindenuntersuchung an Buche und Tanne ergab sich schließlich die Fragestellung für die vorliegende Arbeit, mit der ich seit April 1979 ausschließlich beschäftigt bin.